Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 179—219	Bonn, August 1988

Das Hypopygium von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea)*

Hans Ulrich

Abstract. Skeleton and musculature of the hypopygium of *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea) are described and figured, with additional notes on external morphology of the pregenital segments and the female postabdomen, mating position and interlocking of parts during copulation. Functions and homologies of parts are discussed as well as the phylogenetic significance of characters. The hypopygium of the species studied presents some synapomorphies shared with Dolichopodidae and numerous autapomorphous characters. A pair of bicellular gland organs of the hypandrium are interpreted to be modified setae and autapomorphous formations, their homology with the gonostyli of the brachycerous groundplan is doubted. The hypandrial (or dorsal) bridge is much or even entirely reduced. Contrary statements by Hennig, 1976, are due to confusion of external and internal skeletal structures.

Key words. Diptera, Empidoidea, *Microphor*, genitalia, skeleto-muscular system, glands, adult morphology, phylogeny.

Einleitung

In seiner Arbeit zur Morphologie des Hypopygiums von *Lonchoptera lutea* (Panzer) zog Hennig (1976) Vergleiche mit zahlreichen anderen Dipteren und bildete in diesem Zusammenhang auf S. 29 und 32 das Hypopygialskelett von *Microphor holosericeus* (Meigen) ab (Abb. 30—37, als *Microphorus velutinus* Macquart). Seine Figuren geben die Umrisse der äußerlich erkennbaren Teile gut wieder; sie sind aber insofern im meist üblichen Stil gehalten, als sie der Natur des Kutikularskeletts als eines lückenlosen Überzugs der Körperoberfläche, über die alle Teile miteinander zusammenhängen müssen, nicht Rechnung tragen und nicht klar zwischen sklerotisierten Flächen, äußeren Fortsätzen und Teilen des eingefalteten Innenskeletts unterscheiden. Da die Abbildungen zudem nur knapp beschriftet sind und eine ergänzende Beschreibung im Text praktisch fehlt, reichen die von Hennig gegebenen Informationen nicht aus, um eine Vorstellung vom Bau des Hypopygiums dieser Art in der Weise zu vermitteln, wie ich sie in früheren Arbeiten von anderen Empidoidea zu geben versuchte (Ulrich 1972—1983).

Collin (1961) bildete den Phallusapparat von *Microphor holosericeus*, Chvála (1983, 1986) Teile des Hypopygiums aller bekannten paläarktischen *Microphor*-Arten ab. Chvála erkannte die bislang übersehene Asymmetrie des Periandriums. Die Darstellungen beider Autoren beschränken sich weitgehend auf Gestaltmerkmale als Hilfen für die Artbestimmung und erwiesen sich, wie die Zeichnungen Hennigs, als nützlich für die Beurteilung der Variabilität des eigenen Untersuchungsmaterials, sie tragen aber auch nicht mehr zu einem vertieften Verständnis der Konstruktion bei.

*) Herrn Prof. Dr. E. Lindner, dem Nestor der Dipterologie, anläßlich seines 100. Geburtstags am 7. April 1988 gewidmet.

Eine Bearbeitung des Thorax von *Microphor holosericeus* (Ulrich 1984) bestätigte, daß die von Colless (1963) erstmals geäußerte und von Hennig (1971) sowie Chvála (ab 1981) bekräftigte Annahme enger phylogenetischer Beziehungen zu den Dolichopodiden gut begründet ist, und zeigte andererseits, daß *Microphor* in zahlreichen Merkmalen noch weitgehend dem Grundplan der Empidoidea gleicht. Es war deshalb zu erwarten, daß sein Hypopygium ebenfalls zum Verständnis des Grundplans sowohl der Dolichopodiden als auch der Empidoidea beitragen kann. Da mir von *Microphor holosericeus* reichliches Material zur Verfügung stand, erschien es lohnend, das Hypopygium dieser Art nachzuuntersuchen.

Infolge der geringen Größe des Objekts und eines ungewöhnlich komplizierten Aufbaus gestalteten sich die Untersuchungen schwierig und zeitraubend. Sie ergaben weitgehende Autapomorphien, die den Wert eines Vergleichs mit anderen Familien einschränken, und nur wenige Übereinstimmungen mit den Dolichopodiden, die mit einiger Wahrscheinlichkeit auf Synapomorphie zurückgeführt werden können. Andererseits lehren die Befunde, welche oft überraschenden Abwandlungen möglich sind, und lieferten Hinweise zur Funktion, die von allgemeinerem Interesse sein können. Einige frühere Beobachtungen erwiesen sich als falsch, die auf sie gegründeten Interpretationen als unwahrscheinlich. Es erscheint deshalb geboten, die Ergebnisse mitzuteilen und bisherige Irrtümer richtigzustellen.

Manche der zu beschreibenden Strukturen lassen sich gegenwärtig noch nicht befriedigend hinsichtlich ihrer Funktion und ihrer Homologiebeziehungen deuten. Damit ergeben sich neue Fragestellungen, die Gegenstand eigener Untersuchungen sein müssen und gesondert bearbeitet werden sollen, um den Abschluß der vorliegenden Arbeit nicht noch weiter zu verzögern. Weitergehende Aussagen zur Homologie werden vielleicht möglich sein, wenn Erfahrungen von nahe verwandten Arten vorliegen. Voraussetzung für jeden Vergleich ist ein genügend sicheres und detailliertes Datenmaterial. Um dieses zu bieten, soll das Hypopygium von *Microphor holosericeus* im folgenden ausführlich beschrieben und in Abbildungen dargestellt werden.

Material und Methoden

Das Untersuchungsmaterial, Männchen, die als *Microphor holosericeus* (Meigen) [= *velutinus* Macquart] bestimmt wurden, stammt aus einer Population am Nordrand der Eifel (Ahrgebirge) südlich von Bonn, wo die Imagines seit 1981 regelmäßig im Mai in meinem Garten auftreten, die Hauswand anfliegen und von dieser in einigen Jahren zahlreich abgesammelt werden konnten.

Im Laufe der Untersuchung des Skeletts stellte es sich heraus, daß auf Grund von Gestaltmerkmalen an Teilen des Hypopygiums zwei Formen unterschieden werden können, die in dieser Arbeit provisorisch als Form A und Form B bezeichnet werden in der Annahme, daß sie der gleichen Art angehören. Alle weiteren Untersuchungen mit Ausnahme der Beobachtungen an einem Paar in Kopula wurden an der häufigeren Form A vorgenommen, ihre Befunde für diese Form abgebildet, während von Form B, neben den Zeichnungen zur Kopula (Abb. 35—38), nur einige Ansichten des Skeletts wiedergegeben werden, um die unterscheidenden Merkmale zu illustrieren. Sollten die beiden Formen sich in künftigen Untersuchungen als verschiedene Arten erweisen, so wird die Artzuordnung der untersuchten Tiere möglicherweise zu revidieren sein.

Die frisch gesammelten Tiere wurden mit einer Essigester-Diäthyläther-Mischung betäubt und teils in 70%igem Alkohol konserviert, teils in einem Formalin-Alkohol-Eisessig-Gemisch (Burck 1973, S. 51) oder in alkoholischer Bouin-Lösung nach Duboscq-Brasil fixiert.

Das Skelett wurde zunächst an Hand von Mazerationspräparaten (10%ige Kalilauge, er-

wärmt) untersucht. Dieses Verfahren allein reichte nicht aus, um Klarheit über die Konstruktion und die Beziehungen der Teile zueinander zu gewinnen, und mußte durch andere Methoden ergänzt werden, die auch zur Untersuchung der Muskulatur herangezogen wurden (Näheres bei Ulrich 1984):

a) Sektion ungefärbter Objekte in Alkohol;

b) Anfertigung eosingefärbter Dauerpräparate halbierter Hypopygien, teils nach vorherigem Bleichen des Skeletts mit Diaphanol, nach dem Vorbild von Mihályi (1936);

c) Rekonstruktion auf der Grundlage von Schnittserien nach Erweichen des Kutikularskeletts mit Diaphanol, Einbettung in Paraffin und Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain oder Azan.

Objekte, die nicht auf andere Weise in ihrer Lage fixiert waren, wurden zum Zeichnen in Glyzeringelatine auf einen Objektträger mit Hohlschliff übertragen und unter leichtem Erwärmen in die gewünschte Lage gebracht. Als Untersuchungsmedium bewährte sich auch die von Griffiths (1972) angewandte Mischung gleicher Teile von Glyzerin und Polyvinyllactophenol, in der die Differenzierung in Sklerite und Membranen deutlich hervortritt und die so zähflüssig ist, daß das Objekt wenigstens einige Sekunden und oft auch über längere Zeit seine Lage beibehält.

Mikrofotos wurden mit einem Olympus-Stereomikroskop SZH mit Objektiv 2x, Fototubus, Fotookular 2,5x, Adapter und Kameragehäuse OM-4 auf Schwarzweißfilm Kodak technical pan aufgenommen. Die Objekte lagen in Wasser, durch Wattefasern in ihrer Lage gehalten (Abb. 33), oder in Glyzerin-Polyvinyllactophenol-Gemisch. Das Olympus-Gerät bewährte sich auch für die direkte Beobachtung der kleinen Objekte, da es mit 20fachen Okularen bei der höchsten Gesamtvergrößerung (256x) noch klare Bilder bietet und neben Auflicht- und Hellfelduntersuchungen einen leichten Übergang auf Durchlichtbeobachtungen im Dunkelfeld gestattet. Die Dunkelfeldbeleuchtung eignete sich unter anderem für die Untersuchung schwer erkennbarer Strukturen, wie durchsichtiger Membranen, und nicht mazerierter Objekte, die auf andere Weise nicht genügend ausgeleuchtet werden konnten.

Im Verlauf der Mazeration in Kalilauge bewirken die gequollenen Weichteile vorübergehend durch Überdruck eine Verformung des Hypopygiums mit Vorstülpung der inneren Genitalkammer und Seitwärtsspreizung eines Teils der paarigen Anhänge (Abb. 33). Ob eine solche Bewegung im Leben vorkommt, ist nicht bekannt, es erscheint aber naheliegend, und selbst als Artefakt erlauben die beobachteten Formveränderungen wenigstens Rückschlüsse auf Bewegungsmöglichkeiten zwischen Teilen des Skeletts. Diese Stellung bleibt nach Übertragung in Wasser oder Alkohol zunächst erhalten; werden diese Medien aber durch das dickflüssigere Glyzerin-Polyvinyllactophenol-Gemisch ersetzt, so wird der Überdruck in wenigen Sekunden abgebaut, und alle Teile gehen in die gleiche Lage wie beim frischen Objekt oder beim vollständig mazerierten Präparat zurück.

Ein Paar in Kopula, das sich im Fang- und im Tötungsglas nicht trennte und auch nach Konservierung in Alkohol noch zusammenhängt, lieferte Hinweise auf die Lagebeziehungen der Teile beider Geschlechter zueinander. Daß die Kopula sich nicht löste, könnte die Folge einer falschen Verkettung sein, die Befunde sprechen aber eher für eine normale Verbindung. Dennoch sollen die Angaben zur Stellung der Teile in Kopula unter Vorbehalt gemacht werden. Die Abdomina beider Tiere wurden nach der Konservierung an der Grenze zwischen den Segmenten 4 und 5 durchgetrennt, damit die Segmente des Postabdomens von fast allen Seiten betrachtet werden konnten. Um postmortale Lageveränderungen zu vermeiden, wurde von Mazeration abgesehen.

Um die an *Microphor holosericeus* gewonnenen Befunde auf Grund eines Vergleichs mit verwandten Arten besser beurteilen zu können, wurden auch ein Postabdomen von *M. crassipes* Macquart und vier von *M. anomalus* (Meigen) mazeriert, darunter eines zerlegt. Auf eine zeichnerische Wiedergabe der Befunde wird verzichtet, da eine detaillierte Untersuchung des Hypopygiums von *M. anomalus* geplant ist.

Zu den Abbildungen

Die Abbildungen und ein Verzeichnis der darin verwendeten Abkürzungen befinden sich am Ende der Arbeit.

Die Darstellungsweise entspricht im allgemeinen der meiner früheren Arbeiten: Membranen sind durch Punktierung von sklerotisierten Teilen unterschieden. In den Darstellungen eröffneter Hypopygien (Abb. 16—31) und abgelöster Teile (Abb. 10—15) ist die sichtbare Außenseite der Cuticula durch Schraffur gekennzeichnet, mit Ausnahme des Endophallus, des Ductus ejaculatorius und des Enddarms, deren dem Lumen zugewandte Flächen zur Wahrung der Übersichtlichkeit unschraffiert belassen wurden, obwohl sie der ursprünglichen Außenseite zuzurechnen sind.

Abweichend von der bisherigen Übung wurden in den Außenansichten vollständiger Hypopygien (Abb. 4—9), nicht aber in den Abbildungen 1—3 und 35—38, die Makrochaeten eingezeichnet, da entsprechend detaillierte Darstellungen noch nicht veröffentlicht worden sind. Ein Paar als umgebildete und vergrößerte Borsten gedeuteter Anhänge (Drüsenkegel) wurde in allen Fällen abgebildet.

Praegenitale Segmente und Torsion

Abb. 1—3

Die Abdominalsegmente 1—5 bilden das Praeabdomen, die übrigen das Postabdomen. Die Segmente 6 und 7 unterscheiden sich von den vorhergehenden durch geringere Größe und zunehmende seitliche Abflachung, sind im übrigen aber nur wenig abgewandelt, denn sie haben Stigmen und normal entwickelte Tergite und Sternite. Das 8. Segment ist stärker modifiziert, es ist dorsoventral abgeflacht, und während sein Sternit gut entwickelt und gewölbt ist, ist sein Tergit klein und fast flach.

Eine Reduktion des 8. Tergits ist bei den Empidoidea häufig, ist ein Grundplanmerkmal der Dolichopodiden und steht oft im Zusammenhang mit einer dorsalen Aufbiegung des Abdomenendes. Beide Merkmale gehören nicht zum Grundplan der Empidoidea und haben sich mehrmals voneinander unabhängig entwickelt; das Fehlen von Stigmen am 8. Segment entspricht dagegen dem Grundplan (Bährmann 1960, Chvála 1983).

Das Postabdomen erscheint in Ruhelage spiralig gekrümmt: Das 6. Segment ist leicht nach links, das 7. dagegen nach rechts unten gebogen. Das 8. Segment biegt sich gegenüber dem 7. weiter nach rechts und ist zusätzlich um annähernd 90° im Uhrzeigersinn (bei caudaler Betrachtung) um seine Längsachse gedreht, so daß sein Sternit, bezogen auf die Hauptebenen des Tieres, schräg nach links posteroventrad, sein Tergit nach rechts anterodorsad gewandt ist. Das 9. Segment (Genitalsegment) ist weiter im Uhrzeigersinn gedreht, insgesamt um 180°, also invertiert, und weiter nach rechts, auf die Dorsalseite des 8. Segments, umgeschlagen. Dadurch ergibt sich eine Ruhestellung, in der die Ventralseite des Hypopygiums nach oben, sein Caudalende nach vorn, seine rechte Seite nach rechts gerichtet ist.

Dies ist grundsätzlich die gleiche Lage wie bei den Dolichopodiden, bei denen das Caudalende allerdings mehr schräg abwärts weist. Sie kann auch auf prinzipiell gleiche Ursachen zurückgeführt werden, denn die Torsion setzt sich in beiden Fällen aus zwei Komponenten, einer Inversion und einer Dorsal- bzw. Rechtsbiegung (bezogen auf das 8. Segment bzw. auf das Praeabdomen), zusammen. Da entsprechende Verhältnisse von anderen Familien der Empidoidea nicht bekannt sind, liegt die Annahme von Synapomorphie nahe. Im einzelnen besteht aber ein Unterschied insofern, als die Umbiegung bei den Dolichopodiden allein im Bereich des 8. Segments und zwischen diesem und dem 9. Segment erfolgt ist (s. Ulrich 1974, Abb. 2), während sie sich bei *Microphor* auf einen größeren Bereich verteilt und auch die Segmentgrenzen 7/8 und 6/7 erfaßt. Am Hypopygium liegt der Übergang zum 8. Segment bei den Dolichopoiden asymmetrisch links, bei *Microphor* medial unter Beibehaltung der Symmetrie. Die gleichmäßige spiralige Einkrümmung des Postabdomens von *Microphor* erscheint plesiomorph gegenüber der abrupten Abbiegung des Hypopygiums der Dolichopodiden; im

gleichen Sinn können die geringere Abwandlung der Segmente einschließlich des achten, dessen Tergit weniger stark zurückgebildet ist, und die Symmetrie des Hypopygiums an der Übergangsstelle gewertet werden.

Ob die Umbiegung bei *Microphor* zeitlich nach der Inversion erfolgt, wie ich (1974) für die Dolichopodiden annahm, oder ob beide Torsionsbewegungen gleichzeitig ablaufen, muß offen bleiben, solange keine Beobachtungen zur Ontogenese vorliegen. Der Augenschein spricht eher für die zweite Möglichkeit, da man sich die spiralige Form leichter als Folge gleichzeitiger Krümmung und Verwindung vorstellen kann. Sollte diese Annahme zutreffen und meine frühere Erklärung für die Dolichopodiden richtig sein, so ist der Ablauf der Torsionsbewegung in beiden Gruppen verschieden. Dies kann, muß aber nicht gegen Synapomorphie in den übereinstimmenden Punkten sprechen. Jeder der beiden möglichen Abläufe, ein synchroner, wie für *Microphor*, und ein sukzessiver, wie für die Dolichopodiden vermutet, ist als Ausgangspunkt denkbar, aus dem sich der andere durch Abwandlung der Ontogenese entwickelt haben könnte. Da *Microphor* in anderen Merkmalen des Postabdomens ursprünglicher geblieben ist, ist dies auch in Bezug auf den Ablauf der Torsionsbewegung wahrscheinlich, zumal eine synchrone spiralige Einrollung geringere Lageveränderungen zwischen benachbarten Segmenten erfordert und somit aus mechanischen Gründen leichter von einem Vorzustand ohne Torsion abgeleitet werden kann.

Skelett des Hypopygiums

Außenansichten: Abb. 4—7 (Form A), 8—9 (Form B)
Gesamtansichten abgelöster Teile: Abb. 10—15 (Form A)
Medialansichten des eröffneten Hypopygiums: Abb. 16—22 (Form A, linke Hälfte), 23—24 (Form A, rechte Hälfte), 25—27 (Form B)
Hypopygium gespreizt unter erhöhtem Binnendruck: Abb. 33 (Form A)

Zur Topographie und Terminologie

Im Bereich der Abdominalsegmente 9 und 10 ist die Ventralseite stärker entwickelt als die Dorsalseite. Dies trifft in unterschiedlichem Ausmaß auch auf die früher untersuchten Empididen zu (s. Abbildungen bei Ulrich 1972 und 1975); ob es auch für den Grundplan der Empidoidea gilt, kann gegenwärtig nicht beurteilt werden. Eine so starke Hypertrophie der ventralen Teile wie bei *Microphor* hat sich offensichtlich in mehreren Gruppen parallel herausgebildet (Bährmann 1960, Chvála 1983). Die Reduktion des 8. Tergits und die dorsale Aufbiegung des Abdomenendes scheint dieser Tendenz zu entsprechen und steht mit ihr vielleicht im Zusammenhang.

Die ungleiche Entwicklung der Teile erschwert die konsequente Anwendung von Lagebezeichnungen wie dorsal—ventral oder cranial—caudal. Um wenigstens für das einzelne Segment von einer einheitlichen Orientierung ausgehen zu können, wurde jeweils eine Frontalebene als Bezugsebene ausgewählt: für das 9. Segment die Fläche, die durch den Anfangs- und den Endpunkt der Grenze zwischen Hypandrium und Periandrium geht, für das 10. Segment die Fläche des Sternits. Demnach liegt in den rechten Seitenansichten (Abb. 4, 10) und in den Medialansichten von rechts (Abb. 16—22) „cranial" für das Genitalsegment links, für den Proctiger links oben, „caudal" rechts bzw. rechts unten, „dorsal" unten bzw. links unten, „ventral" oben bzw. rechts oben.

Die Homologie der Hauptelemente des 9. Abdominalsegments, eines in zwei Hälften gespaltenen dorsalen (p) und eines unpaaren ventralen Teils (h), ist noch nicht geklärt, da über den Verbleib der Gonopoden (Parameren nach Snodgrass 1957, Griffiths 1972, Ulrich 1974—1983, Hennig 1976) bei den Eremoneura auch unter den neueren Autoren unterschiedliche Meinungen bestehen. Die Basalglieder der Gonopoden (Gonocoxite bzw. Basimeren) sind nach Griffiths im Verlauf der Ontogenese dorsad verlagert worden, haben das 9. Tergit (Epandrium) verdrängt und bilden allein den dorsalen Teil des Genitalsegments (Periandriumhypothese). Nach Ulrich (1972) sind sie mit dem Epandrium verschmolzen und bilden mit ihm zusam-

men den dorsalen Hauptteil. Gleichartige Vorstellungen vertrat Hennig 1936. Nach beiden Theorien wird das ventrale Element allein vom 9. Sternit (Hypandrium) gebildet. Nach Hennig (1976) sind die Gonocoxite mit dem Hypandrium verschmolzen, und der dorsale Teil wird vom Epandrium allein gebildet.

Für die zuletzt genannte Theorie, die auf Crampton (1936) und Chillcott (1958) zurückgeht und der sich auch McAlpine (1981) anschließt, scheint am meisten zu sprechen, wenn man annimmt, daß die „Basimerenapodeme" von *Rhagio* den Hypandriumapodemen und die an ihnen ansetzenden Muskeln 34a und 34b unseren Muskeln 5 und 6 homolog sind (s. Hennig 1976, Abb. 38, 41, 42). Bislang fehlen aber Hinweise auf die Herkunft des Muskels (7 nach unserer Zählung), der den bisher als Gonostylus („Telomer"), von Hennig als Surstylus interpretierten Anhang bewegt und den ich als Adduktor des Gonostylus deutete. Damit fehlt ein wichtiges Glied in der Beweisführung. Ein Vergleich von Muskeln kann nur zu begründeten Homologievorstellungen führen, wenn das gesamte Muskelinventar berücksichtigt wird, und wie unsicher Homologisierungsversuche auf Grund des Skelettvergleichs über größere systematische Distanzen sind, vor allem, wenn sie durch Beobachtungsfehler beeinträchtigt werden, zeigt erneut die vorliegende Arbeit. Deshalb kann die Theorie von der Vereinigung der Gonocoxite mit dem Hypandrium bei den Eremoneura noch nicht als gesichert gelten.

Bis zur Klärung der Homologieverhältnisse erscheint es mir ratsam, die Teile in einer Weise zu benennen, die einerseits eine Stellungnahme zu den strittigen Fragen vermeidet, andererseits den Vergleich mit der bestehenden Literatur zum Hypopygium der Empidoidea nicht unnötig erschwert. Den ventralen Hauptteil des Genitalsegments bezeichne ich deshalb vorläufig weiter als Hypandrium, für den dorsalen verwende ich den von Griffiths vorgeschlagenen und auch von Chvála in seiner Revision der paläarktischen Microphoriden (1986—1988) verwendeten Begriff „Periandrium", ohne damit etwas über seine Homologie aussagen zu wollen. Für den paarigen Anhang des Periandriums, der durch einen Adduktormuskel bewegt wird (Surstylus nach Hennig 1976), sollte der Begriff „Gonostylus" oder „Telomer" einstweilen vermieden werden; stattdessen verwende ich die rein deskriptive Bezeichnung „beweglicher Anhang des Periandriums" (ma, musculated appendage).

Hypandrium

Das Hypandrium ist ventral stark aufgetrieben, der weitaus größte Teil seines Umfangs in Seitenansicht (Abb. 10) gehört, streng genommen, zur Ventralseite. Sein Dorsolateralrand (dlh), an den sich die Pleuralmembran anschließt, ist eingeknickt, erscheint daher tief eingebuchtet, und sein eigentlicher Caudalrand (cdh), der die Grenze zum 10. Sternit bildet, liegt in der Nähe seines Cranialrandes (crh). Wie oben erwähnt, muß hinsichtlich der Hauptebenen eine vereinfachte Terminologie angewandt werden, die die ungleiche Entwicklung der Ventral- und der Dorsalseite außer acht läßt. Im Prinzip sind die Verhältnisse bei den Empididen ähnlich, wenn auch nicht immer so extrem (vgl. Abb. 10, im Uhrzeigersinn um 135° gedreht, und Abb. 11—12, um 180° gedreht, mit den Abbildungen 6 und 5 bei Ulrich 1972); eine starke Entwicklung der Ventralseite mit Einknickung der Frontalebene ist demnach vielleicht schon im Grundplan der Empidoidea gegeben.

Verglichen mit den übrigen Teilen des Hypopygiums ist das Hypandrium stark entwickelt und reich an Strukturen. In seinem caudalen Teil erscheint es durch die Einstülpung der inneren Genitalkammer median gespalten (Abb. 3, 6). Dort, im posteroventralen Bereich, ist es asymmetrisch, indem der rechts vom Spalt gelegene Ast (prgr) länger und höher ist als der linke (prgl) und am Ende spitz zuläuft (vgl. Abb. 4 mit Abb. 5). Die asymmetrischen Teile werden bei der Kopula in die Vulva des Weibchens eingeführt; dies spricht für die Richtigkeit ihrer Deutung durch Hennig als Praegonite und Homologon der Hypandriumfortsätze (Ulrich 1972) von *Empis borealis*.

In der Wand der inneren Genitalkammer (Abb. 17) liegt ein rings von Membran (mki) umgebenes Sklerit (ski), das sich in einen ventralen (skiv), einen dorsalen (skid), einen caudalen (skicd) und einen cranialen Ast (skicr) gliedert. Am Cranialende des cranialen Astes, nahe der Medianen, ist ein stabförmiges, am Ende zu einer Platte verbreitertes Apodem (Genitalkammerapodem, apki) eingesenkt. Das linke und das rechte Apodem sind an ihrer Basis durch eine starke Verdickung der Cuticula miteinander zur starren „Gabel" (Hennig) verbunden. Unmittelbar ventral von der Abzweigung des cranialen vom ventralen Ast hebt sich das Sklerit von der Genitalkammerwand ab und setzt sich in einen freistehenden Anhang fort. Der linke (asal) und der rechte Anhang (asar) sind verschieden geformt, der rechte viel stärker entwickelt und am Ende beilförmig verbreitert (asymmetrische Anhänge, Hennig; vgl. Abb. 23 mit Abb. 17).

In Ruhe, wenn die innere Genitalkammer tief eingesenkt ist (wie in allen Zeichnungen), stehen ihre Seitenwände einschließlich des Sklerits parallel zur Medianebene. Wird die Genitalkammerwand durch Erhöhung des Hypandrium-Binnendrucks vorgestülpt, so stellt sich das Sklerit unter Verbiegung des cranialen Astes quer, so daß der caudale Ast laterad gerichtet ist (Abb. 33). Eine ähnliche Bewegung kommt wahrscheinlich auch im Leben vor; hier wird sie vermutlich durch Muskelzug am Genitalkammerapodem verursacht, vielleicht unterstützt durch Einpressen von Hämolymphe.

Jede Hypandriumhälfte trägt posterodorsal drei Anhänge (Abb. 17), einen stark entwickelten zentralen (drk) und zwei kleinere „akzessorische" (Hennig) (acam und acad), die mit dem zentralen an der Basis zusammenhängen.

Der zentrale Anhang (Abb. 10—12, 17—19) endet in einer klauenförmig gekrümmten Spitze und gliedert sich äußerlich in einen stark sklerotisierten Distal- (drkdi) und einen membranösen Basalabschnitt (drkb). Lateral bildet ein schmaler Skleritstreifen (Spange, sp) in der basalen Membran eine elastische Verbindung zwischen Distalteil und Hypandrium. Der Distalabschnitt nimmt ventral etwa die Hälfte, auf der Dorsalseite die ganze Länge des Anhangs ein. An seiner Basalgrenze setzt er sich nach innen in eine ebenso stark sklerotisierte follikelartige Einsenkung (drki) fort, die ventral am längsten ist, wodurch die unterschiedliche Länge des Distalabschnitts kompensiert wird, und an ihrem Ende eine weite Öffnung (proximale Öffnung, drkö) zur Leibeshöhle des Genitalsegments aufweist. Dadurch wird ein langgestreckter Hohlkörper (drkdi + drki) gebildet, der teils dem Außen-, teils dem Innenskelett angehört.

Der Hohlkörper hat keine Hypodermisauskleidung. Die Verbindung seines Lumens mit der allgemeinen Leibeshöhle ist durch zwei kolossale Drüsenzellen (drz, Abb. 29 und 32) versperrt, die proximal der Öffnung liegen, um das Ende der Einsenkung herumgreifen — auch hier fehlt eine kleinzellige Hypodermis — und auf ihrer der Öffnung zugewandten Seite ein Sekret absondern, das auch das Lumen des Hohlkörpers ausfüllt. Der Anhang einschließlich seines Innenskeletts und der beiden großen Zellen ist demnach ein Drüsenorgan und soll, solange seine Homologie nicht geklärt ist, provisorisch als Drüsenkegel bezeichnet werden. Muskeln setzen an ihm nicht an.

Die äußerste Spitze des Drüsenkegels bricht bei Berührung leicht ab; dies kann sowohl bei der Sektion als auch in Schnittserien beobachtet werden (Abb. 11, Bruch-

stelle br). Die Cuticula ist an der Bruchstelle dick und, nach dem oft zackigen Verlauf der Bruchkante zu urteilen, offenbar glasartig spröde; eine dünnere praeformierte Bruchzone ist nicht entwickelt. Vermutlich wird das Sekret durch Abbrechen der Spitze nach außen abgegeben. Über Natur und Funktion des Sekrets soll nicht spekuliert werden, da histochemische Untersuchungen noch ausstehen. Offenbar wird es aber nicht bei der Kopulation abgegeben, jedenfalls nicht in deren Anfangsphase, denn bei vier Männchen, die in Kopula gefangen wurden, sind die Spitzen beider Drüsenkegel unversehrt.

Die beiden Drüsenzellen haben je einen großen kugeligen bis ovalen Kern (Abb. 29) und degenerieren im Endstadium der Sekretion (Abb. 32). Der sekreterfüllte Hohlraum vor der proximalen Öffnung des Drüsenkegels zeigt in verschiedenen Schnittserien unterschiedliche Ausdehnung; anscheinend zieht sich das Cytoplasma bei der Sekretabgabe zurück. Eine (kutikulare?) Membran (drm) trennt das Lumen des Drüsenkegels vom proximalen Sekretraum und zieht sich distad in zwei schlauchartige Gebilde aus, die nach ihrer Lage den beiden Drüsenzellen zugeordnet werden können.

Die vorliegenden Befunde sprechen dafür, daß beide Drüsenzellen in einem früheren ontogenetischen Stadium den Hohlkörper ausfüllen, sich im Zuge der Sekretabsonderung zurückziehen und dabei die Membran mit den schlauchartigen Strukturen zurücklassen. Vermutlich sind sie durch Teilung aus einer Zelle hervorgegangen, die als trichogene Zelle den Hohlkörper gebildet hat. Der Drüsenkegel ist demnach wahrscheinlich eine modifizierte und stark vergrößerte Borste. Ob diese Interpretation richtig ist, muß durch weitere histologische Untersuchungen unter Einbeziehung der Ontogenese nachgeprüft werden.

Ein- oder wenigzellige Drüsen in Verbindung mit Borsten oder homologen Gebilden sind auch von anderen Insekten, zumeist Lepidopteren, bekannt, erwähnt seien die Duftschuppen adulter Schmetterlinge und die Gifthaare von Raupen. Grassé & Lesperon (1938) beschreiben bei der Larve des termitophilen Käfers *Troctontus silvestrii* Drüsenhaare (adénotriches) mit zwei großen Zellen, die sie unter Vorbehalt mit der trichogenen und der tormogenen Zelle homologisieren und von denen eine oder beide ein Sekret bilden, das am faserig aufgeschlitzten Ende der Borste austritt. Bei den Gifthaaren von Raupen (Holmgren 1895, 1896, Gilmer 1923, 1925) werden zumeist eine Drüsen- oder Giftzelle und eine trichogene Zelle unterschieden, wobei auch die letztere Anzeichen sekretorischer Tätigkeit zeigen kann; beide werden als Schwesterzellen gedeutet. Die Haare sind mit Sekret oder giftigem Zellplasma gefüllt, das offenbar auf verschiedene Weise nach außen gelangen kann: indem das Haar an seiner Basis abbricht, was auch für die homologen Spitzen mehrzelliger Giftdornen gelten soll (Gilmer), indem die Spitze abbricht (wie Holmgren 1895 annimmt), oder durch eine Öffnung am Ende (Weidner 1936). Die Duftschuppen adulter Lepidopteren geben ihr leichtflüchtiges Sekret durch zahlreiche Poren nach außen ab, die Androconien mancher Hesperiiden brechen in Segmente (Osmophoren) auseinander (zusammenfassende Darstellung bei Grassé 1975).

Diese unvollständige Übersicht mag illustrieren, daß bei Insekten recht verschiedenartige Drüsenhaare und homologe Bildungen bekannt sind, die mit den an *Microphor* gewonnenen Befunden teils in einem, teils in anderen Merkmalen übereinstimmen. Die Deutung der Drüsenkegel als modifizierte Borsten läßt sich daher zwanglos mit den bestehenden Kenntnissen von anderen Ordnungen vereinbaren.

Das stark sklerotisierte Innenskelett des Drüsenkegels scheint dunkel durch die kaum sichtbare Membran des Basalabschnitts hindurch und setzt sich vom Distalabschnitt nur durch eine wenig auffällige wulstartige Linie ab, die den Ansatz der Membran markiert. Dadurch kann leicht der falsche Eindruck entstehen, der Hohlkörper habe die Form eines Extremitätengliedes, liege ganz an der Oberfläche und sei an seinem Proximalende gelenkig mit dem

Hypandrium verbunden. So wird der Anhang von Hennig dargestellt, der ihn dementsprechend als Gonostylus (Telomer) deutet. Diese Interpretation wird scheinbar auch durch das klauenförmige Ende des Drüsenkegels nahegelegt, das dem Anhang das Aussehen eines Klammerorgans verleiht. Bei dem mir vorliegenden Paar in Kopula berührt aber der Drüsenkegel das weibliche Genitalsegment nicht, seine Spitze ist von diesem abgewandt (Abb. 35, 36). Gegen eine Klammerfunktion spricht auch das Fehlen eines Muskels, der eine kräftige Adduktion bewirken könnte. Eher dürfte die entgegengesetzte Bewegung, eine Abduktion, von Bedeutung sein: bei der Vorstülpung der inneren Genitalkammer (Abb. 33) werden die Drüsenkegel zusammen mit den akzessorischen Anhängen laterad gespreizt; dabei wirken offenbar die Genitalkammersklerite als Schubstangen.

Ähnlich entwickelte Drüsenkegel wie bei *Microphor holosericeus* fehlen bei *M. anomalus* und *M. crassipes*. Hier findet sich jederseits am Hypopygium in entsprechender Lage eine lappenförmige, seitlich abgeflachte Vorwölbung mit einer schwachen bis höchstens mittelstarken apikalen Borste. Ob diese dem Drüsenkegel homolog ist, muß durch histologische Untersuchung einer der beiden Arten geprüft werden. Auf jeden Fall kann man davon ausgehen, daß der Drüsenkegel von *M. holosericeus*, mindestens in seiner starken Ausprägung, kein Element des Dipteren-Grundplans, sondern eine autapomorphe Bildung ist. Seine Deutung als Gonostylus ist daher sehr unwahrscheinlich.

Unter den akzessorischen Anhängen (Abb. 10—12, 17) sind ein längerer medialer (acam) und ein kürzerer dorsaler (acad) zu unterscheiden. Der mediale ist komprimiert, messerförmig und ganz sklerotisiert, der dorsale deprimiert und blattförmig, seine Basis teilweise membranös. Wie die sklerotisierten Flächen an der Basis und in der Umgebung der Anhänge geformt und offenbar zu einer Funktionseinheit aneinandergereiht sind, hat schon Hennig in seiner Abb. 34 übersichtlich dargestellt. Beide akzessorischen Anhänge sind von kleinzelliger Hypodermis ausgekleidet, ihre Entstehung unterscheidet sich also grundsätzlich von der des Drüsenkegels; dennoch reicht ein Ausläufer der dorsalen Drüsenzelle in den benachbarten dorsalen Anhang hinein (Abb. 29, 32). Ähnlich geformte Anhänge sind bei *Microphor anomalus* und *M. crassipes* nicht zu finden. Die akzessorischen Anhänge von *M. holosericeus* sind offensichtlich autapomorphe Bildungen, ihre Funktion ist unbekannt.

Zwischen dem Hypandrium und jeder Periandriumhälfte ist durch engen Kontakt der Außenflächen ein monokondyles Gelenk entwickelt (Abb. 10, 11, 14, 20). Die Gelenkfläche des Hypandriums ist konvex (Gelenkkopf, gk), die des Periandriums konkav (Gelenkpfanne, gpf).

Das Hypandriumapodem (hap, Abb. 10—12, 17) bildet eine kompliziert, teils S-förmig gewölbte phragmaartige Leiste. Seine Einfaltungslinie (ihap) verläuft, medioventral beginnend, zunächst annähernd parallel zum Cranialrand des Hypandriums und erreicht diesen am Gelenkkopf, den sie medial umrundet. Im weiteren Verlauf folgt sie dem tief eingebuchteten Dorsolateralrand; das Apodem überbrückt die Einbuchtung und bildet dadurch eine Scheidewand, die die Passage zwischen dem Innenraum des Hypandriums und dem der anschließenden Periandriumhälfte verengt. Die Homologie des Hypandriumapodems ergibt sich aus dem Vergleich mit *Empis borealis* (vgl. Abb. 11 und 12 mit Abb. 5 von Ulrich 1972, dort als HAp und, im Bereich der Einbuchtung, als Muskelansatzfläche 3 beschriftet) und wird durch die Befunde der Muskeluntersuchung bestätigt. Hennig stellte das Apodem in seiner Abb. 37 dar, offenbar ohne es als solches zu erkennen.

In der Gegend der Hypandrium-Lateralfläche, die bei *Empis* den sklerotisierten Hypandriumarm bildet (Ulrich 1972, Abb. 5, die medial an das Hypandriumapodem grenzende Außenfläche), liegt ein membranöses Fenster (mf, Abb. 10, 11, 20), das

cranial (im strengen Sinne caudal) und dorsal (ventral) von je einem schmalen Skleritstreifen begrenzt wird. Der dorsale Streifen (zweiter Skleritstrang, str2) wird beiderseits von membranösen Flächen begrenzt, ventral vom erwähnten Fenster, dorsal bis medial von einer ausgedehnten Membran, die in die membranöse Aedeagusbasis (aeb) übergeht. Der craniale Streifen setzt sich über die Abzweigung des zweiten Strangs hinaus und, der gewölbten Oberfläche folgend, über die Mittellinie in den entsprechenden Streifen der anderen Körperhälfte fort. In einem kurzen ventralen Abschnitt (erster Skleritstrang, str1) liegt auch er zwischen zwei Membranen, die cranial angrenzende geht in die Membran der Periandrium-Medialseite über; im ganzen übrigen Verlauf bis zur Mittellinie stößt er rechtwinklig auf das Proctigersternit, mit dem er starr verbunden ist (hbr?, Abb. 10, 14, 17).

Der craniale Streifen, soweit er dem Proctigersternit anliegt, kann auf Grund seiner Lage vielleicht als stark verschmälerte Hypandriumbrücke homologisiert werden. Das würde bedeuten, daß das Gelenk zwischen beiden Teilen zurückgebildet und durch eine starre Verbindung ersetzt worden ist. Der Skleritstreifen kann aber auch ein Teil des Proctigersternits sein; dann wäre die Hypandriumbrücke völlig zurückgebildet, da kein anderes Sklerit vorhanden ist, das als solche interpretiert werden könnte. Demnach fehlt entweder die Membran am Cranialrand des 10. Sternits oder die Hypandriumbrücke. In jedem Fall sind die Verhältnisse bei *Microphor* autapomorph, denn bei den in dieser Hinsicht untersuchten Empididen und Dolichopodiden (außer *Thinophilus*; Ulrich 1972—1983) und sicher auch im Grundplan der Empidoidea ist die Hypandriumbrücke gut entwickelt und durch eine membranöse Zone gelenkig mit dem Proctigersternit verbunden.

Wo der Skleritstreifen auf das Proctigersternit stößt, ist im medianen Abschnitt eine Leiste eingefaltet, deren freie Kante mit dem feststehenden Teil der Spermapumpe verwachsen ist (Aedeagus-Stützlamelle, sl, Abb. 14, 16); an der Verwachsungsnaht ist die Cuticula verdickt.

Es ist ungewiß, ob die Stützlamelle dem Aedeagus-Stützrohr der Dolichopodiden homolog ist, das dort von der Hypandriumbrücke ausgeht. In der Form und der Art der Verwachsung ist keine Übereinstimmung festzustellen. Sollten die Stützgebilde homolog sein, so muß die Einfaltungslinie und damit auch der craniale Skleritstreifen der Hypandriumbrücke zuzurechnen sein. Dies halte ich gegenwärtig für die wahrscheinlichste Annahme.

Hennig nahm anscheinend an, *Microphor holosericeus* besitze eine wohlausgebildete und mit dem Proctigersternit gelenkig verbundene Hypandriumbrücke (als „Dorsalbrücke" oder „dorsale Verbindungsbrücke"). Ohne Gattung oder Art zu nennen, verweist er bei seinen allgemeinen Ausführungen über die Hypandriumbrücke (S. 7 und 15) auf seine Abb. 37, die das Hypandrium und den Phallusapparat in Dorsalansicht wiedergibt; dort findet sich allerdings keine entsprechende Beschriftung. Falls sein Hinweis sich nicht doch auf eine andere Art beziehen soll, muß angenommen werden, daß er den feststehenden Teil der Spermapumpe, also eine Bildung des Innenskeletts, als Hypandriumbrücke mißverstanden hat.

Phallusapparat

Die Wand des Phallusapparats ist aus zwei Schichten aufgebaut, der Aedeagus-Außenwand und dem Endophallus (eph, Abb. 16).

Der Aedeagus (Abb. 11—13, 16) gliedert sich äußerlich in einen dicken Basalteil (aeb), einen seitlich abgeflachten Dorsallappen (aed) und einen Distalteil (aedi) von der Form eines wellenartig gebogenen Rohres. Der Endophallus durchzieht nur den Basal- und den Distalteil, der Dorsallappen wird von der Außenwand allein gebildet. Der Basalteil ist außen membranös und erhält seine Festigkeit durch den hier überwiegend sklerotisierten Endophallus, der ihn weitgehend ausfüllt. Der Dorsallappen

ist sklerotisiert, wenn auch blaß gefärbt. Sein ohnehin schmaler Innenraum ist auf zwei ovalen Flächen durch Annäherung der linken und der rechten Seitenwand obliteriert; die beiden Blätter der Cuticula sind im einen Fall (große schwarze Fläche in Abb. 16) zu einem unpaaren Blatt verschmolzen, im anderen (kleinere helle Fläche) liegen sie einander an, ohne ihre Selbständigkeit zu verlieren. Die kleinere Fläche ist in ihrer Ausdehnung variabel und kann auch fehlen oder undeutlich entwickelt sein (wie in Abb. 25). Der Distalteil hat ebenfalls eine sklerotisierte, aber blasse Außenwand. Das Übergreifen der Membran des Basalteils auf seine ventrale Basis und die Elastizität seiner sklerotisierten dorsalen Basis ermöglichen Streckbewegungen gegenüber dem Basalteil, durch die er aus der ventralen in caudale Richtung umgelegt wird. Da der Aedeagus keine Muskeln enthält, kann es sich nur um passive Bewegungen oder, weniger wahrscheinlich, um Bewegungen infolge einer Erhöhung des Binnendrucks durch Einpressen von Haemolymphe handeln. Eine entsprechende Lageveränderung des Distalteils ist in Abb. 2 gegeben und spielt auch eine Rolle bei der Kopula (s. dort).

Der Endophallus ist an seinem proximalen Ende zu einer geräumigen Kammer, der Vesica (v), erweitert, die zusammen mit dem Ejakulatorapodem (ejap) und der ansetzenden Muskulatur die Spermapumpe (Samenspritze) bildet. Die Wand der Vesica gliedert sich in einen feststehenden sklerotisierten Teil (Vesicasklerit, vsk), einen beweglichen sklerotisierten Teil (Ejakulatorsklerit, ejsk) und eine beide verbindende membranöse Zone (Vesicamembran, vm). Vom Ejakulatorsklerit ist das Ejakulatorapodem eingefaltet. In diesen Merkmalen besteht Übereinstimmung mit dem Grundplan sowohl der Empidoidea als auch der Dolichopodiden.

Das Ejakulatorsklerit bildet eine mediane Rinne, deren Seitenränder sich streckenweise zu einem fast geschlossenen Rohr zusammenlegen, in der proximalen Wand der Vesica. Ventral ist es gelenkig mit dem Vesicasklerit verbunden (Ejakulatorgelenk, ejg). An seinem dorsalen Ende wird die Rinne durch eine gewölbte Querwand abgeschlossen, die über ihre Wölbung in den Boden und die Seitenwände der Rinne übergeht. Die Vesicamembran bildet im Anschluß an das Vesicasklerit eine wulstartige periphere Falte, senkt sich zur Mitte hin ein und geht am Grund der Einsenkung in das Ejakulatorsklerit über. In der dorsalen Mittellinie ist sie am tiefsten eingefaltet; eine Unterbrechung der Verbindung zwischen Membran und Sklerit bildet dort eine Öffnung, den „sekundären Gonoporus" (gps). Der Ductus ejaculatorius (dej) sitzt der Membran und dem Ejakulatorsklerit dorsomedian auf. Sein Lumen setzt sich über den primären Gonoporus (gp) hinaus in einen Kanal fort, der ventral von der erwähnten Abschlußwand der Rinne, dorsal und lateral von der Vesicamembran begrenzt wird und durch den sekundären Gonoporus in die Vesica mündet.

Die Wirkungsweise der Spermapumpe kann man sich nach den morphologischen Befunden folgendermaßen vorstellen: Durch Kontraktion eines am Ejakulatorapodem inserierenden Muskelpaars wird das Ejakulatorsklerit, um sein Gelenk rotierend, in die Vesica hineingestoßen. Dabei wird die Querwand an seinem Dorsalende gegen die Vesicamembran gedrückt und der Raum zwischen dem primären und dem sekundären Gonoporus verschlossen (Ejakulatorventil, ejv). Durch Verengung des Lumens der Vesica wird das Ejakulat ausgetrieben; der Verschluß des Ventils verhindert einen Rückstau in den Ductus ejaculatorius. Ein Ventil, wie für *Microphor* angenommen, konnte bei anderen Empidoidea bisher noch nicht aufgefunden werden.

Die Verwachsung des Vesicasklerits mit der Aedeagus-Stützlamelle bewirkt eine stabile, aber elastisch biegsame Verbindung des Endophallus mit dem sternalen Außenskelett, eine dorsale Aufhängung, um die der Phallusapparat als Ganzes rotierende Bewegungen in der Medianebene ausführen kann. Dabei bewirkt eine Bewegung in Dorsalrichtung, durch Muskelzug ausgelöst, die Erektion.

Die stabile Aufhängung des Phallusapparats über das Innenskelett ist im Zusammenhang mit der membranösen Ausbildung der Aedeagusbasis zu sehen, die sie wahrscheinlich erst ermöglicht hat, indem sie eine feste Verbindung über das Außenskelett entbehrlich machte. Ähnliches gilt für die Dolichopodiden, deren oberflächliche Cuticula zwischen Hypandriumbrücke und Aedeagus, ob mit oder ohne Dorsalanhang, ebenfalls großenteils membranös ist. Hier könnte Synapomorphie vorliegen; da aber im Detail Unterschiede bestehen und die Frage noch offen ist, ob nicht auch im Grundplan der Empidoidea eine Verbindung zwischen Hypandriumbrücke und Vesica besteht und wie diese ggf. beschaffen ist, kann Konvergenz nicht ausgeschlossen werden.

Eine Scheidewand (vs) teilt das Lumen der Vesica in einen größeren Raum, in den der Ductus ejaculatorius mündet und der bei der Ejakulation verengt wird, und einen ventralen Parallelkanal (pk). Dieser zieht vom Ejakulatorgelenk bis zur Umbiegung des Endophallus am Übergang in den Distalteil und ist an beiden Enden offen, steht also mit dem übrigen Lumen in Verbindung. Seine Ventralwand ist mit Ausnahme des proximalen Endes membranös, und die Membran greift in seinem distalen Abschnitt zunehmend auf die Seitenwände über, die im letzten Drittel oder Viertel ganz membranös sind. Im Distalteil des Aedeagus ist die Cuticula des Endophallus ringsum dünn und offenbar membranös. Die membranöse Differenzierung des Endophallus in der Umgebung der Umbiegungsstelle erleichtert vermutlich die oben erwähnten Streckbewegungen des Distalteils gegenüber dem Basalteil. (In Abb. 16 ist die Endophalluswand im Längsschnitt durch den Distalteil nur an der Basis von der Außenwand unterschieden, der sie im weiteren Verlauf anliegt.)

Das Phallotrema (phtr) bildet an der Spitze des Aedeagus eine annähernd kreisrunde Öffnung, die sich auf der Ventralseite in einen schmalen Spalt auszieht (Abb. 4, 6). Dieser verläuft etwa über die Hälfte des Distalteils entlang der ventralen Mittellinie und ist vermutlich durch die Einfaltung des Endophallus entstanden, er dürfte der bei *Empis* und *Thinophilus* beobachteten Leiste (Ulrich 1972, 1983) homolog sein. Die Ränder der Einfaltung sind sklerotisiert und gehen in die membranöse Endophalluswand über. (In Abb. 16 ist die Einfaltung nicht dargestellt, der Schnitt ist links von ihr geführt.)

Periandrium

Das Periandrium (Abb. 14—15, 21—22) ist, wie das Hypandrium, ventral stärker entwickelt als dorsal. Seine Medioventralgrenze bildet einen Bogen, der dem des Hypandrium-Dorsolateralrands entspricht. Seine beiden Hälften sind anterodorsal durch eine schmale, aber dickwandige Skleritbrücke (Periandriumbrücke, pbr) verbunden.

Die Rückbildung der Region, die im Grundplan der Brachyceren vom Epandrium eingenommen wird, bis auf eine schmale Brücke scheint zu bestätigen, daß die Tendenz zu einer Vergrößerung der ventralen auf Kosten der dorsalen Teile das ganze Genitalsegment, nicht nur das Hypandrium, erfaßt hat, eine Entwicklung, die mit der der Segmente 8 und 10 in ihrer

Richtung übereinstimmt. Dieser Feststellung wird, wie mir scheint, die Periandriumhypothese Griffiths' am besten gerecht, die von einer Dorsalverlagerung der Gonocoxite auf Kosten des Epandriums ausgeht. Die Theorie Hennigs (1976), nach der das Epandrium sich vergrößert, die Klammerfunktion der Gonopoden übernommen hat und diese sich dem Hypandrium angegliedert haben, setzt eine gegenläufige Entwicklung voraus.

Das Periandrium ist asymmetrisch. Links (Abb. 5, 21) kann man einen breiten Hauptteil, das eigentliche Periandrium, und einen langen schmalen Anhang (mal) unterscheiden; die rechte Hälfte (Abb. 4, 24) ist entsprechend aufgebaut, ihr Anhang (mar) aber kurz und nicht gegen den Hauptteil abgesetzt. Die Lateralfläche beider Teile ist in beiden Hälften durchgehend sklerotisiert; medial ist der Anhang ebenfalls sklerotisiert, der Hauptteil überwiegend membranös. Auf Grund der Insertion eines Adduktormuskels an ihrer medialen Basis sind die Anhänge mit den „Telomeren" („Gonostyli") der Dolichopodiden zu homologisieren (bewegliche Anhänge des Periandriums). Beide, auch der verkürzte rechte, tragen mediodorsal nahe ihrer Basis einen Fortsatz (Medialfortsätze, fmal und fmar), dessen Form und Länge variabel ist.

Der linke Fortsatz ist in Kopula in die Geschlechtsöffnung des Weibchens eingeführt und erinnert darin an die Gonostyli („Parameren") der Asiliden *Machimus* und *Antiphrisson* (Reichardt 1929), die eine ähnliche Lage zu den Gonocoxiten einnehmen. Daraus kann aber nicht auf Homologie, sondern eher auf Konvergenz und Analogie geschlossen werden, zumal die Fortsätze von *Microphor* wahrscheinlich autapomorphe Bildungen sind.

In der Interpretation der beweglichen Anhänge und ihres Homologons bei den Dolichopodiden unterliefen Hennig (1976) zwei Fehler. Nach seiner Auffassung von der Homologie der Teile bei den Eremoneura hätte er die ganzen Anhänge als Surstyli deuten müssen, mit diesem Begriff belegte er aber nur die Medialfortsätze. Das ist verständlich, da der rechte Anhang äußerlich kaum als solcher zu erkennen ist und die linke Hälfte seines Untersuchungsobjekts offenbar beschädigt war; da er von der Asymmetrie des Periandriums und seiner Anhänge nicht wußte, rekonstruierte er (Abb. 32, 33) die linke Hälfte spiegelbildlich nach der rechten. Außerdem irrte er sich in den Homologiebeziehungen zwischen *Microphor* und den Dolichopodiden, deren bewegliche Anhänge („Telomeren") er mit den Drüsenkegeln gleichsetzte.

Beide Periandriumhälften sind dorsal in einen Fortsatz (pfd) ausgezogen, der auf beiden Seiten gleich geformt ist.

Ein breiter Skleritstreifen (st), der die Anterolateralecke des Proctigersternits mit dem Dorsalfortsatz verbindet und mindestens in seinem proximalen Abschnitt dem Skleritsteg von *Empis* homolog ist (vgl. Abb. 15 mit Abb. 7—8 von Ulrich 1972), teilt die Membran der Periandrium-Medialseite in zwei Flächen, eine dorsale und eine größere ventrale. Seine Fläche stößt im rechten Winkel auf die des Sternits und ist anschließend wellenförmig gewölbt (Abb. 15); beides bewirkt eine starre Verbindung, die durch die Einfaltung der Proctigerleiste (prl, s. unten) noch verstärkt wird.

Der Rand der Medialfläche wird durch eine schmale sklerotisierte Zone versteift, die sich fast über den ganzen Umfang erstreckt und über die Kante mit der sklerotisierten Außenfläche zusammenhängt (Abb. 22). Die Region lateral von der Periandriumbrücke wird durch drei Innenleisten verstärkt (Periandriumleisten, pl), die in einem Punkt zusammenlaufen und zum Teil als Muskelansatzflächen dienen.

Proctiger

Sklerotisierte Teile des Proctiger (Abb. 15, 21) sind das 10. Abdominalsternit (Proctigersternit, spr) und die Cerci (c). Ein 10. Tergit ist nicht entwickelt. In diesen Punkten

besteht Übereinstimmung mit den früher untersuchten Empidoidea und wahrscheinlich auch mit dem Grundplan.

Den Vorstellungen Hennigs (1976), der das 10. Tergit am Distalende des Periandriums vermutet („Surstyli", bewegliche Periandriumanhänge), kann ich mich nicht anschließen; meines Erachtens kann es nur im dorsalen Bereich des Proctiger gesucht werden.

Das Proctigersternit ist stark entwickelt, sein Caudalende ist median gespalten und jederseits in einen langen apikalen und einen kurzen, mehr ventral gelegenen Anhang ausgezogen (Proctigeranhänge, praa und prav). Die längeren Anhänge ähneln den gleichnamigen Gebilden von *Neurigona* (Ulrich 1974) und den „Hörnern" des „Organs x" eines Teils der *Sciapus*-Arten (Becker 1918, Parent 1938) und sind ihnen offenbar homolog; die Übereinstimmung kann auf Symplesiomorphie oder Konvergenz beruhen. Fortsätze am Proctigersternit sind auch von den Empididen bekannt (*Chelifera*, s. Ulrich 1975).

Vom 10. Sternit ist jederseits in mediodorsaler Richtung eine Innenleiste eingefaltet (Proctigerleiste, prl), die das Sternit versteift und an deren Dorsolateralfläche ein Muskel ansetzt. Die äußere Spur der Einfaltung (iprl) beginnt caudal nahe der Medianen, zieht anterolaterad und fällt in ihrem Endabschnitt mit der Grenze zum Skleritsteg der Periandrium-Medialfläche zusammen (Abb. 15).

Die Cerci sind einfach und ursprünglich gebaut, durchgehend sklerotisiert und ohne ein abgegliedertes Skleritmuster an ihrer Basis.

Muskulatur

Abb. 28—31

Im Hypopygium von *Microphor holosericeus* wurden 12 Muskeln gefunden, die alle paarig sind und mit einiger Wahrscheinlichkeit mit den bisher bekannten Muskeln anderer Empidoidea homologisiert werden können. Im folgenden werden sie unter den gleichen Nummern wie ihre mutmaßlichen Homologa bei den Dolichopodiden (Ulrich 1974, 1978, 1983) beschrieben. Um den Vergleich mit den früher untersuchten Empididen (*Empis*, *Chelifera*, *Wiedemannia*) zu erleichtern, wird zu jedem Muskel die Nummer angegeben, unter der sein Homologon bei diesen Arten behandelt wurde (Ulrich 1972, 1975).

1. Ein kräftiger Muskel, der an der Ventralfläche des Hypandriumapodems entspringt und im apikoventralen Bereich des Ejakulatorapodems inseriert. Seine Kontraktion bewirkt den Verschluß des Ejakulatorventils und die Ejakulation.

Ulrich (1972, 1975) 1

In der Lage des Ursprungs besteht eine Übereinstimmung mit *Empis* und *Chelifera*. Ob diese auf Symplesiomorphie oder auf Konvergenz beruht, kann gegenwärtig nicht beurteilt werden. Bei *Wiedemannia* entspringt der Muskel an der Hypandriumbrücke in der Nähe des Apodems, bei den Dolichopodiden weit von diesem entfernt an der Außenwand der Genitalkapsel; im einzelnen ist hier die Lage des Ursprungs recht variabel.

2. Zwei Muskeln mit Insertion im mittleren Teil des Ejakulatorapodems (a) und nahe dem Dorsalende des Ejakulatorsklerits, lateral vom Ansatz des Ductus ejaculatorius (b). 2a ist breit und flach und entspringt an der Membran der inneren Genitalkammer dicht vor dem dorsalen Ast des Genitalkammersklerits. Er bewirkt vermutlich die Erektion des Aedeagus, wahrscheinlich im Zusammenwirken mit einem Muskel

(4), der die innere Genitalkammer vorstülpt. Nach seiner Lage zum Ejakulatorgelenk wäre zu erwarten, daß er außerdem die gleiche Funktion wie Muskel 1 ausübt. Da aber eine Ejakulation noch während des Erektionsvorgangs wenig sinnvoll erscheint, muß angenommen werden, daß diese Wirkung durch gleichzeitige Kontraktion von Muskel 2b aufgehoben wird, der an der Kante des Hypandriumapodems entspringt.

Ulrich (1972, 1975) 2

Die beiden Muskeln von *Microphor* erinnern an die gleichnamigen von *Medetera* (Ulrich 1978). Auch hier liegen Insertionsstelle und Faserverlauf des Muskels, der die Erektion bewirkt (2a), so zum Ejakulatorgelenk, daß bei seiner Kontraktion eine Kraftkomponente zu erwarten ist, die das Ejakulatorsklerit in die Vesica hineindrückt, wenn ihr nicht entgegengewirkt wird. Vielleicht kann man davon ausgehen, daß in solchen Fällen sich ein Muskel abspalten muß, der diese Kraft durch Gegenzug kompensiert. Nach dieser Interpretation dürfte die Übereinstimmung von *Microphor* und *Medetera* auf Konvergenz beruhen.

Bei den übrigen untersuchten Dolichopodiden, die alle nur einen Muskel 2 haben, herrschen offensichtlich andere Verhältnisse (s. die Abbildungen bei Ulrich 1974 und 1983): Bei *Argyra* verläuft die Zugrichtung des Muskels quer zur Bewegung des Ejakulatorsklerits, bei *Sciapus*, *Neurigona* und *Dolichopus* lassen die Zugrichtung der mittleren Fasern und die Lage der Insertionsstelle auf einem Seitenapodem („Seitenfortsatz des Ejakulationsapodems", EjF) zum Gelenk sogar auf eine schwache Komponente entgegen der Richtung der Ejakulationsbewegung schließen. Bei *Thinophilus* wird eine Verengung der Vesica während des Erektionsvorgangs durch Verlagerung der Insertion auf den feststehenden Teil der Spermapumpe (Vesicasklerit) vermieden. Der unpaare Muskel von *Rhaphium* inseriert in der ventralen Mittellinie, wodurch eine Komponente im Sinne einer Ejakulationsbewegung ausgeschlossen wird; wenn die Zugkraft am feststehenden Teil ansetzt, kann sie keine Pumpwirkung erzeugen, setzt sie am Ejakulatorsklerit an, so ist eine schwache Komponente im Sinne einer Erweiterung denkbar.

Bei *Empis borealis* (s. Ulrich 1972, Abb. 15) liegt die mittlere Zugrichtung des Muskels, ähnlich wie bei *Microphor*, annähernd parallel zur Ejakulationsbewegung, aber etwa die Hälfte der Fasern verläuft ventral vom Niveau des Gelenks und wirkt den dorsalen (dorsolateralen) Fasern entgegen, so daß insgesamt eine neutrale Wirkung resultieren dürfte. Die Mechanik der Spermapumpe von *Chelifera* und *Wiedemannia* ist unbekannt, über etwaige Wirkungen des Muskels auf das Volumen der Vesica kann deshalb nichts ausgesagt werden.

Die vorliegenden Befunde lassen den Schluß zu, daß Muskel 2 im Grundplan der Empidoidea am beweglichen Teil der Spermapumpe inseriert und daß eine Ejakulation während des Erektionsvorgangs durch verschiedene, teils konvergent entwickelte Lösungen vermieden wird. Im Hinblick auf diese kommt wahrscheinlich *Empis borealis* dem Grundplan nahe.

Die hier angenommene Funktion von Muskel 2b erkannte ich bei der Bearbeitung des Hypopygiums von *Medetera* (1978) nicht. Damals hielt ich ihn für einen Antagonisten von Muskel 1, der die Vesica nach beendeter Ejakulation erweitert. Eine solche Funktion, zusätzlich zur anderen, ist zwar denkbar, aber wegen des kurzen Hebelarms (bei *Medetera*, nicht bei *Microphor*) unwahrscheinlich, und setzt voraus, daß der Muskel sich unabhängig von 2a kontrahieren kann. Ob dies möglich ist, läßt sich ohne Kenntnis der Innervation nicht beurteilen. Da die meisten Empidoidea keinen entsprechenden Muskel besitzen, muß die Erweiterung bei ihnen auf andere Weise bewerkstelligt werden, wahrscheinlich durch die Elastizität des vermutlich syndetischen Ejakulatorgelenks. Das gleiche Prinzip ist für *Microphor* und *Medetera* anzunehmen. Bei *Microphor* wird wahrscheinlich auch die Rückkehr des Aedeagus aus der Erektions- in die Ruhestellung durch die Elastizität des Skeletts, und zwar der Stützlamelle und der ihr benachbarten Skleritpartien, veranlaßt; allerdings kann eine gleichsinnige Wirkung von Muskel 1, vielleicht gemeinsam mit 2b, nicht ausgeschlossen werden (wie 1974 für die Dolichopodiden angenommen).

Der Ursprung von Muskel 2a liegt nahe der membranösen Basis des Aedeagus. Möglicherweise ist dies ein plesiomorphes Merkmal, das meine frühere Annahme (1974) widerlegt, der Ursprung sei schon im Grundplan der Empidoidea auf das Hypandrium verlagert. Soweit die Empididen und Dolichopodiden darin übereinstimmen, muß dies dann auf Konvergenz beruhen.

3. Ein starker und breit gefächerter Muskel mit Ursprung in der Ventralregion des Hypandriums und Insertion an der Medialfläche des Genitalkammerapodems. Er zieht die Wand der inneren Genitalkammer nach ihrer Vorstülpung in die Ruhelage zurück und ist der Antagonist von Muskel 4.

Soweit bisher bekannt, fehlt bei den Empididen ein homologer Muskel. Sein Vorhandensein bei *Microphor* und den Dolichopodiden beruht wahrscheinlich auf Synapomorphie.

4. Ein starker Muskel, der vom caudalen Bereich der Hypandrium-Seitenwand allmählich schmäler werdend zur Lateralfläche der apikalen Verbreiterung des Genitalkammerapodems zieht. Er bewirkt die Vorstülpung der inneren Genitalkammer und Spreizung der Anhänge, vermutlich im Zusammenhang mit der Erektion des Aedeagus.

Auch dieser Muskel hat bei den untersuchten Empididen kein Homologon. Muskel 4 der Dolichopodiden entspringt, soweit vorhanden und bisher bekannt, an anderer Stelle; er ist aber hinsichtlich seines Ursprungs, seiner Zugrichtung und mutmaßlichen Funktion variabel, und es erscheint durchaus möglich, daß er bei manchen Gattungen (z. B. *Dolichopus*, Ulrich 1974, Abb. 59) und im Grundplan der Familie antagonistisch zu Muskel 3 wirkt und die Erektion unterstützt, indem er die Genitalkammerwand caudad oder posterodorsad zieht. Die Übereinstimmungen mit dem Muskel von *Microphor* gehen immerhin so weit, daß Homologie und Synapomorphie wahrscheinlich ist.

5. Flach deltaförmig, breiter Ansatz im dorsalen Bereich der Lateralwand des Periandriums, schmaler Ansatz mit Sehne am Hypandriumapodem unmittelbar vor dessen Caudalende am Grund der Einbuchtung des Hypandrium-Dorsolateralrandes.

Ulrich (1972, 1975) 3

6. Der kräftige Muskel setzt einerseits an der Dorsalfläche des Hypandriumapodems und der angrenzenden Hypandrium-Außenwand, andererseits am Periandrium einschließlich der Anteroventralfläche der beiden cranialen Periandriumleisten an.

Ulrich (1972, 1975) 6

Dieser Muskel entspricht nach der Lage seiner dorsalen Ansatzfläche Muskel 6a der Dolichopodiden.

7. Entspringt an der Seitenwand des Periandriums, zieht lateral von Muskel 5 distad zu seiner Insertion an der medioventralen Basis des beweglichen Anhangs und bewirkt offensichtlich dessen Adduktion. Der rechte Muskel ist nicht oder nur wenig schwächer als der linke, obwohl der rechte Anhang viel kürzer ist. Vermutlich wird dies durch die festere Angliederung an den Hauptteil des Periandriums ausgeglichen, so daß die Bewegung beider Anhänge etwa die gleiche Kraft erfordert.

Ulrich (1972, 1975) 4

8. Ein flacher Muskel, der vom medianen Bereich des Proctigersternits dicht neben dem Enddarm zur Basis des Cercus zieht.

Ulrich (1972, 1975) 8

9. Drei Muskeln, die den Proctiger oder die ihm benachbarte Membran mit Teilen des Genitalsegments verbinden: 9a ist stark und kurz und setzt einerseits an der Dorsolateralfläche der Proctigerleiste und der angrenzenden Außenwand des Proctigersternits, andererseits in der Dorsal- und Dorsolateralregion des Periandriums an. 9b

und 9c sind lang und schmal und ziehen, sich überkreuzend, von der Dorsalfläche des Hypandriumapodems zur Membran cranial (b) und lateral (c) der Cercusbasis; b bleibt auf ganzer Länge gleich stark, c wird allmählich schmäler und verläuft lateral von b.

Ulrich (1972, 1975) 9

Man kann sich unschwer vorstellen, daß 9b und 9c sich durch Teilung aus einem Muskel entwickelt haben, wie dies (1974) für die Muskeln der Dolichopodiden angenommen wurde. Nach ihren Insertionsstellen entsprechen sie den gleichnamigen Muskeln von *Rhaphium*, ihr Ursprung am Hypandriumapodem stimmt mit dem des einzigen Muskels von *Empis* überein (Parallelentwicklung oder Konvergenz?).

9a ist viel stärker und entspringt weit von b und c entfernt, was gegen seine Ableitung vom gleichen Muskel zu sprechen scheint. Dennoch sehe ich keine andere Möglichkeit, als ihn mit dem gleichnamigen Muskel der Dolichopodiden zu homologisieren, der ebenfalls am Proctigersternit inseriert und am 9. Segment entspringt, wenn auch weiter ventral und (außer bei *Sciapus*) eher im Bereich des Hypandriums. Da Muskel 9, wie früher (1974) festgestellt, seinen Ursprung bei den Brachyceren offensichtlich öfter und in verschiedener Weise verlagert hat, erscheint die autapomorphe Verlagerung einer Portion auf das Periandrium immerhin denkbar. Daß 9a so stark geworden ist, kann vielleicht mit der starken Entwicklung des Protigersternits und dessen Bedeutung für die Aufhängung des Aedeagus erklärt werden.

Empis und *Wiedemannia* haben nur einen Muskel 9, der am Cercus inseriert (Ulrich 1972). Die Teilung in zwei oder drei Portionen, deren eine am Proctigersternit ansetzt, ist eine vermutlich synapomorphe Übereinstimmung mit den Dolichopodiden.

Weibliches Postabdomen und Kopula

Postabdomina in Kopula: Abb. 35—38 (Form B)
Paarungsstellung: Abb. 34

Äußerer Aufbau des weiblichen Postabdomens

Das Postabdomen des Weibchens, das wie beim Männchen aus dem 6. und den folgenden Segmenten besteht, ist in Ruhe teleskopartig in das Praeabdomen zurückgezogen.

Tergit und Sternit der Segmente 5, 6 und 7 setzen sich caudad in je einen linken und einen rechten Skleritstreifen fort, der die nachfolgende Intersegmentalregion versteift. Ein weiterer Skleritstreifen (spl) liegt jederseits in der Pleuralmembran und reicht vom Hinterrand des 5. Segments bis in die Intersegmentalregion 7/8. Auf dieser Länge wird das Postabdomen demnach von sechs längs verlaufenden Skleritstreifen durchzogen, deren dorsales und ventrales Paar im Bereich der Tergite und Sternite 6 und 7 mediad zu unpaaren Platten verbreitert sind. Die Tergite 6 und 7 tragen vor ihrem Hinterrand eine Querreihe von (meist) vier Borsten, die intersegmentalen Streifenpaare und die pleuralen Skleritstreifen sind unbeborstet. Der Grad der Sklerotisierung und Ausfärbung ist individuell verschieden und oft so schwach, daß die Abgrenzung der Sklerite nicht klar zu erkennen ist (vom Alter abhängig?).

Die Skleritstreifen sind elastisch biegsam und bei teilweise eingezogenem Postabdomen am Caudalende des sichtbaren Abschnitts zur Mitte hin eingebogen (Abb. 35—37). Beim Ausfahren des folgenden Segments wandert die Biegungszone caudad, und der bisher eingezogene Caudalabschnitt der Skleritstreifen tritt an die Oberfläche. Es ist einleuchtend, daß diese Konstruktion ein hohes Maß an Beweglichkeit und Dehnbarkeit in Längs- und Querrichtung bei gleichzeitiger Wahrung der Stabilität ermöglicht.

Das 8. Segment (Genitalsegment) hat je ein Paar großer Hemitergite (ht8) und streifenförmiger Hemisternite (hs8). Bei der Kopula drücken die eindringenden Teile des Hypopygiums seine Ventralseite in der Umgebung der Geschlechtsöffnung ein, dabei werden die Hemisternite einwärts gebogen und ihr Caudalabschnitt nach innen verlagert (Abb. 37); hier ist also das gleiche mechanische Prinzip wirksam wie bei den Skleritstreifen der vorausgehenden Segmente.

Der postgenitale Abschnitt des weiblichen Abdomens (Proctiger, ab Segment 9) hat das Aussehen eines Endsegments mit einem Paar Hemitergite (ht9+10), einem ungeteilten Sternit (s9) und einem Paar seitlicher Skleritstreifen, die sich caudad in stabförmige Anhänge (c) verlängern.

Die Hemitergite tragen vor ihrem Hinterrand eine Querreihe von je drei Borsten, sie stimmen also weitgehend mit den Acanthophoriten von *Microphor sycophantor* (s. Hennig 1976, Abb. 55) und der Dolichopodiden überein, die teils als Hemitergite des 9. Segments (Hennig), teils als Verschmelzungsprodukt der median geteilten Tergite 9 und 10 gedeutet werden (Irwin 1974 bei *Sciopolina*). In Bau und Bedornung bzw. Beborstung dieser Sklerite besteht kein grundsätzlicher Unterschied gegenüber den anderen Microphoridengattungen (*Schistostoma*, *Parathalassius* und *Microphorella*, Chvála 1983—1988, „acanthophorous intruded abdomen").

Die Anhänge deute ich in Übereinstimmung mit Hennig (1976, Abb. 55) und Chvála (1986, *Microphor*) als Cerci und als Homologon der vergleichbaren Anhänge am Ende des weiblichen Abdomens von *Empis* (Ulrich 1972, Abb. 3), im Grundplan der Empidoidea (Chvála 1983, 1986, „telescopic abdomen") und bei den Dolichopodiden (*Sciopolina*, Irwin 1974, Fig. 54—56). Ähnliche, vermutlich homologe Anhänge beim Weibchen von *Schistostoma* interpretiert Chvála (1987) als Hemitergite des 10. Segments. Eine gesicherte Homologisierung der Anhänge bei den verschiedenen Gattungen dürfte ohne Kenntnis der Muskulatur kaum möglich sein.

Zur Paarungsstellung

Beobachtungen über den Beginn der Kopulation liegen nicht vor. Die eigenen Erfahrungen berschränken sich auf Paare, die in Kopula an der Hauswand sitzend oder langsam laufend angetroffen wurden (Abb. 34). Dabei sind die Tiere voneinander abgewandt (opposed position, Hardy 1944; opponierte Stellung, Hennig 1973; tail-to-tail orientation, McAlpine 1981), eine Stellung, die nur unter Abbiegung des Abdomens eines oder beider Partner möglich ist. Nach Lebendaufnahmen sind anscheinend die letzten Segmente des Männchens nach links, die des Weibchens nach rechts abgebogen, jeweils bezogen auf das betreffende Tier. Demnach macht das Männchen in diesem Stadium die Rechtsbiegung seines Postabdomens etwa zur Hälfte rückgängig, so daß die rechte Seite des (invertierten) Hypopygiums caudad gerichtet ist. Die normale Ruhestellung spricht dafür, daß die Partner zunächst über- oder nebeneinander stehen (superimposed oder pleural position, Hardy), wobei das Hypopygium ventral vom weiblichen Genitalsegment liegt (wie in Abb. 35), und erst nach Herstellung der Verbindung in die opponierte Stellung übergehen.

Es ist also anzunehmen, daß *Microphor* nacheinander zwei verschiedene Paarungsstellungen einnimmt, die in gleicher Folge bei den Asiloidea häufig vorkommen (Hardy) und innerhalb der Empidoidea als plesiomorph gelten können. Bei *Empis*, deren Paarung oft beschrieben und auch mehrmals abgebildet wurde (z. B. Lindner 1949, Ulrich 1972, Svensson & Peters-

son 1987), wird die Stellung der Tiere übereinander (superimposed position) bis zum Ende der Kopulation beibehalten, bei den Dolichopodiden läuft die Kopula in so kurzer Zeit ab, daß ein Wechsel in die opponierte Stellung wohl ausgeschlossen ist. Trotz ähnlicher und wahrscheinlich synapomorpher Torsion des männlichen Postabdomens ist *Microphor* also hinsichtlich der Kopulationsdauer und der Paarungsstellungen gegenüber den Dolichopodiden plesiomorph geblieben.

Die Paarbildung wurde meines Wissens noch nicht beobachtet. Ich vermute, daß sie im Schwarm erfolgt. Dem scheint zu widersprechen, daß bisher nur Männchenschwärme ohne Kopula beobachtet wurden (Chvála 1980). Dafür spricht, daß kopulierende Paare stets an anderer Stelle der Hauswand als die meisten Einzelindividuen anzutreffen waren: Während einzelne Tiere am häufigsten an der südlichen und der nördlichen Wand saßen, vor denen der Boden mit *Cotoneaster* und *Jasminum nudiflorum* bedeckt ist, konnten Paare in Kopula (mindestens 7) bisher nur an der Westseite gefunden werden; dort stehen Bäume und höhere Sträucher (*Betula verrucosa*, *Prunus cerasifera*, *Juniperus communis*, breitwüchsige *J. chinensis* und *J. virginiana*), die sich als Schwarmplatz eignen. Dies läßt sich mit der Annahme erklären, daß Tiere, die sich unter den Bodendeckern entwickelt haben, sich zunächst an der benachbarten Hauswand einfinden und später den Schwarmplatz aufsuchen, wo die Paare sich anschließend an der Hauswand niederlassen.

Lagebeziehungen der Teile in Kopula

Das Präparat eines Paares in Kopula (Abb. 35—38) ermöglicht einige Aussagen über die Lagebeziehungen der Teile des Hypopygiums zum weiblichen Postabdomen.

Folgende Teile sind in die Geschlechtsöffnung des Weibchens eingeführt:
die Praegonite,
die asymmetrischen Anhänge,
der Distalteil des Aedeagus (alle drei Abb. 35),
der Medialfortsatz am linken asymmetrischen Anhang des Periandriums (Abb. 36, 38).

Der Distalteil des Aedeagus ist nicht, wie meistens in Ruhelage (Abb. 4—6, 10, 13, 16), ventrad gerichtet, sondern caudad; im weiblichen Genitaltrakt weist er craniad. Die Lage des Dorsallappens zum übrigen Hypopygium entspricht dagegen der Ruhestellung (Abb. 35, 36). Daraus kann man wohl schließen, daß auch der Basalteil des Aedeagus die Ruhelage einnimmt und die abweichende Stellung des Distalteils auf eine Streckung im Gelenk am Übergang in den Basalteil zurückzuführen ist. Den Ablauf der Bewegungen des Aedeagus bei der Kopulation kann man sich vielleicht folgendermaßen vorstellen: Zunächst wird der ganze Phallusapparat durch Kontraktion von Muskel 2a bei gleichzeitiger Kontraktion von Muskel 4 und unter elastischer Verbiegung der Aedeagus-Stützleiste erigiert und der nun caudad gerichtete Distalteil in die Vulva eingeführt. Während Basalteil und Dorsallappen in ihre Ruhelage zurückkehren, wird der Distalteil im weiblichen Trakt in seiner Lage und Orientierung festgehalten, wobei eine Führung durch die Praegonite oder die asymmetrischen Anhänge im Spiel sein kann.

Der linke Medialfortsatz liegt in der weiblichen Genitalkammer dem linken Praegonit an, von außen ist nur seine Basis zu sehen (fmab). Bemerkenswert, aber auf Grund der andersartigen Gestalt und Orientierung verständlich ist das abweichende Verhalten des rechten Medialfortsatzes, der die Membran zwischen den Hemisterniten und vor der Vulva mit seiner caudad gerichteten Fläche berührt und mit seiner Spitze etwas eindrückt (Abb. 36, 37). Wenn er allerdings so geformt ist wie in Abb.

9, erscheint es denkbar, daß auch er in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt wird.

Im übrigen liegt der linke bewegliche Anhang mit seiner Dorsalkante und Lateralfläche der linken Pleuralmembran des weiblichen 8. Segments hinter der Geschlechtsöffnung an, seine Spitze weist, auf das Postabdomen des Weibchens bezogen, posterodorsad; der rechte berührt mit seiner Medialfläche das rechte Hemisternit und die medial angrenzende Membran des 8. Segments vor der Vulva, seine Spitze weist anterodorsad.

Dimorphismus

Form A: Abb. 4, 7, 16, 21, 24
Form B: Abb. 8, 9, 25, 26, 27

Die mir vorliegenden Männchen lassen sich zwei Formen zuordnen, die sich in mehreren Gestaltmerkmalen des Hypopygialskeletts unterscheiden:

	Form A	Form B
Periandrium in Seitenansicht	schmäler	breit oval
Dorsalfortsatz des Periandriums	lang und schmal, gerade oder leicht caudad gebogen, mit caudad weisender Spitze	kürzer und breit, leicht craniad gebogen, Ende abgerundet
Apikaler Proctigeranhang	schmal, leicht dorsad gekrümmt, fast parallel zur Medianebene	breit, ventrad und mediad gekrümmt
Ventraler Proctigeranhang	kurz	absolut und im Verhältnis zum apikalen Anhang länger
Ejakulatorapodem	gestielt, im Mittelteil viel schmäler als apikal	pflugscharförmig, im Mittelteil fast so breit wie apikal
Parallelkanal der Spermapumpe	proximal enger	proximal weiter
Aedeagus-Stützlamelle	in Querrichtung (links—rechts) breit, mäßig verdickt	in Querrichtung schmäler, stark verdickt

Beide Formen zeigen in der Gestalt der Teile des Hypopygiums eine gewisse, als normal einzustufende Variabilität, in den obigen Merkmalen wurden aber bisher keine Übergänge und keine Überschneidungen gefunden. Soweit nachgeprüft, treten die Merkmale einer Form korreliert auf, d. h. es wurden keine Tiere gefunden, die nach einem Teil ihrer Merkmale Form A, nach anderen Form B zuzuordnen wären. Allgemein und in Teilen erscheint das Hypopygium von Form B etwas gröber gebaut, es ist aber nicht größer, die Größe scheint bei beiden Formen innerhalb der gleichen Grenzen zu variieren.

Ob der Dimorphismus die Funktion beeinflußt, ist nicht bekannt, aber unwahrscheinlich. Das verschieden geformte Ejakulatorapodem dürfte seinen Zweck als Muskelansatzfläche in beiden Fällen in gleicher Weise erfüllen, sofern an ihm die gleichen Muskeln ansetzen (eine Untersuchung der Muskulatur liegt nur von Form A vor). Die geringere Breite der Aedeagus-Stützlamelle von Form B wird anscheinend durch größere Dicke kompensiert, so daß ähnliche mechanische Eigenschaften zu erwarten sind. Keiner der vom Dimorphismus betroffenen Teile tritt bei der Kopula mit dem weiblichen Postabdomen in Kontakt, ein Einfluß im Sinn eines

Schlüssel-Schloß-Mechanismus ist also wohl auszuschließen. Andererseits variieren Länge und Gestalt der Medialfortsätze, deren linker in die Vulva eingeführt wird, unabhängig von den beiden Formen.

Beide Formen sind offensichtlich auch in älteren Sammlungen anderer Herkunft vertreten. Den Zeichnungen Hennigs (1976) lag offensichtlich Form B zugrunde (alle erwähnten Merkmale außer dem letzten sind zu erkennen), Chvála (1983, 1986) bildete wahrscheinlich ebenfalls Form B ab (Dorsalfortsatz, Ejakulatorapodem), und Collin (1961) gab eine Zeichnung des Phallusapparats, die Form A zugeordnet werden kann.

Da Unterschiede im Genitalskelett von Insekten meistens als Indiz für Artverschiedenheit gewertet werden, mußte sich die Frage aufdrängen, ob nicht auch im vorliegenden Fall zwei Arten zu unterscheiden sind. Ich halte dies aus folgenden Gründen für unwahrscheinlich:

1. Wenn man die sieben erwähnten Unterschiede außer acht läßt, gleichen sich die Hypopygien beider Arten in der Gestalt der Teile und ihrer Chaetotaxie so weitgehend, daß man nicht zögern würde, sie als artgleich anzusehen. In den von Collin (1961) und Chvála (1983, 1986) gegebenen Bestimmungsmerkmalen am übrigen Körper wurde ebenfalls kein Unterschied festgestellt.

2. Sollten die beiden Formen doch verschiedene Arten repräsentieren, müssen sie angesichts der weitgehenden morphologischen Übereinstimmungen untereinander sehr nah verwandt sein, wahrscheinlich Schwesterarten. Dann aber stellt sich die Frage nach den wirksamen Isolationsmechanismen.

Beide Formen traten in mehreren Jahren am gleichen Fundplatz und in der gleichen Jahreszeit auf, zwischen dem 3. und dem 27. Mai während eines Zeitraums von höchstens 12 Tagen. Männchen von Form B wurden an verschiedenen Stellen der Hauswand angetroffen, auch an der Süd- und der Nordseite, den häufigsten Fundstätten von Form A. Unter vier Paaren in Kopula, die 1986 und 1987 von der Westseite abgesammelt wurden, waren drei Männchen (1987) von Form A und eines (1986, Abb. 35—38) von Form B. Im Abschnitt über die Paarungsstellung wurde vermutet, daß der Entwicklungsort und der Schwarmplatz sich jeweils in der Nähe befanden. Trifft dies zu, besteht Grund zu der Annahme, daß die beiden Formen sowohl den Larvalbiotop als auch den Schwarmplatz teilen. Isolation durch räumliche oder zeitliche Trennung scheint demnach nicht gegeben zu sein, zumal verschiedene Einnischung bei Arten mit vagilen, (vermutlich) räuberischen Larven unwahrscheinlich ist. Wenn auch Unterschiede im Paarungsverhalten nicht ausgeschlossen werden können, spricht doch gegenwärtig nichts für einen wirksamen Isolationsmechanismus.

Für eine Aufspaltung in zwei Arten scheint zu sprechen, daß die Formen sich in mindestens 7 Merkmalen unterscheiden, die offenbar voneinander unabhängig sind. Dies ließe sich aber auch mit Vererbung durch ein gemeinsames Gen oder gekoppelte Gene erklären.

Solange keine weiteren Unterschiede zwischen den Formen gefunden werden, wobei besonderes Augenmerk auf Biologie, Verhalten und Ökologie zu richten wäre, halte ich das Vorliegen einer einzigen, di- oder polymorphen Art (mit weiteren, noch unbekannten Formen) für die wahrscheinlichste Erklärung. Allein der Umstand, daß die festgestellten Unterschiede im Bereich der Genitalmorphologie liegen, sollte nicht

als Argument für eine Artaufspaltung vorgebracht werden, denn es ist grundsätzlich nicht einzusehen, weshalb Di- oder Polymorphismus, wie er in anderen Fällen hinsichtlich anderer Merkmale bekannt ist, nicht auch im Bereich der Genitalien möglich sein sollte.

Am Fundplatz war Form A in den letzten Jahren, nicht aber im ersten Beobachtungsjahr, häufiger anzutreffen als Form B. Soweit das Material früherer Jahre nicht schon verbraucht war, als ich auf den Dimorphismus aufmerksam wurde, kann die Ausbeute an Männchen aus den einzelnen Jahren folgendermaßen beziffert werden:
1981: 11 Form A, 16 Form B
1983: 26 Form A
1984: 3 Form A
1986: 1 Form B
1987: 142 Form A, 5 Form B
1988: 1 Form A

Das abweichende Verhältnis im ersten Beobachtungsjahr kann damit zusammenhängen, daß der Biotop vermutlich erst ein oder wenige Jahre zuvor durch Zuwanderung aus der umgebenden Population besiedelt wurde. Die Larven entwickeln sich, soweit bekannt, im Waldboden oder in der darüber liegenden Laubstreu: Beling (1882) fand Larven einer *Microphor*-Art (*anomalus* oder *crassipes*?) unter Buchen, und im eigenen Garten wurden im Mai 1988 ein Männchen (Form A) und zwei Weibchen von *M. holosericeus* aus dem Boden eines zwölfjährigen Ahornbestandes gezogen. Der Garten wurde 1975 auf einer bisherigen Weide am Ortsrand angelegt und mit verschiedenen Gehölzen bepflanzt. Wenn die Art sich nur unter Bäumen und Sträuchern entwickelt, kann ein geeigneter Larvalbiotop am Fundplatz noch nicht lange vor 1981 bestanden haben, und es ist denkbar, daß die erste Generation, die sich an Ort und Stelle entwickelte, 1981 schlüpfte. Wenn Form B im Genbestand der ersten Zuwanderer häufiger vertreten war als im Durchschnitt der Herkunftspopulation, ist auch in der ersten Tochtergeneration ein entsprechendes Verhältnis zu erwarten, das sich nach der Zuwanderung weiterer Tiere dem der umgebenden Population angleichen mußte.

Bewertung der Merkmale

Beim Vergleich des männlichen Postabdomens von *Microphor holosericeus* mit dem mutmaßlichen Grundplan der Dolichopodiden wurden mehrere Merkmalsübereinstimmungen festgestellt, die mit einiger Wahrscheinlichkeit als Synapomorphien gewertet werden können:

a) Torsion des Postabdomens mit Inversion des Hypopygiums und Umbiegung nach rechts bzw. dorsad — aber Umbiegung auf mehrere Segmente verteilt, Segment 8 weniger stark abgewandelt und Hypopygium an der Übergangsstelle symmetrisch
b) Zwei Muskeln der inneren Genitalkammer (3, 4)
c) Muskel 9 geteilt, eine Portion (9a) inseriert am Proctigersternit
?d) Verlagerung des Ursprungs von Muskel 9a vom Proctiger auf das Genitalsegment (Konvergenz mit *Empis*)
?e) Dorsale Aufhängung des Phallusapparats über die Vesica und ein inneres Stützskelett.

Hinsichtlich des komplexen Merkmals a haben die Dolichopodiden sich offenbar weiter vom plesiomorphen Ausgangszustand entfernt als *Microphor*. Hier scheint demnach ein ähnlicher Fall vorzuliegen wie bei vier Merkmalskomplexen des Thorax (Ulrich 1984).

In anderen abgeleiteten Merkmalen unterscheidet sich *Microphor holosericeus* sowohl von den Dolichopodiden als auch von den untersuchten Empididen und vom Grundplan; sie sind demnach vorläufig als autapomorph einzustufen und lassen sich beim gegenwärtigen Kenntnisstand nicht für phylogenetische Fragestellungen verwerten. Sieht man von bloßen Gestaltmerkmalen ab, die oft nicht sicher zu beurteilen sind, können doch einige Charaktere für den Vergleich mit näher verwandten Arten und Gattungen wichtig sein. Im folgenden sollen deshalb die Autapomorphien aufgeführt werden, deren Beachtung bei künftigen Untersuchungen mir lohnend erscheint:

f) Hypandrium mit stark entwickeltem zweizelligem Drüsenorgan
g) Hypandrium mit akzessorischen Anhängen
h) Hypandriumbrücke reduziert, verschmälert und dem Proctigersternit starr angegliedert oder ganz fehlend
i) Membranöses Fenster im Bereich des Hypandriumarms, Differenzierung von Skleritsträngen
k) Komplexer Aufbau des Genitalkammersklerits mit asymmetrischem Anhang
l) Genitalkammerapodem als Ansatzfläche starker Muskeln (3 und 4, diese synapomorph mit Dolichopodiden)
m) Hypandrium und Periandrium asymmetrisch einschließlich der Anhänge
n) Beweglicher Anhang des Periandriums mit Medialfortsatz
o) Periandrium mit Dorsalfortsatz
p) Aedeagus in drei Teile gegliedert, in sich beweglich
q) Spermapumpe mit Parallelkanal
r) Verlagerung des Ursprungs von Muskel 9a auf das Periandrium
s) Muskel 2 geteilt (Konvergenz mit *Medetera*).

In einem Merkmal scheint *Microphor* dem Grundplan näher zu stehen als die anderen untersuchten Empidoidea:

t) Ursprung von Muskel 2a an der Basis des Aedeagus.

Weitere Merkmale können sich bei künftigen Vergleichen als wichtig erweisen, ihre Bewertung als plesio- oder apomorph muß aber noch offen bleiben:

u) Gelenk zwischen Hypandrium und Periandrium
v) Keine Gelenkmembran an der lateralen Basis des beweglichen Anhangs
w) Proctigeranhänge
x) Bau und Funktionsweise des Ejakulatorventils
y) Ursprung von Muskel 1 am Hypandriumapodem (Symplesiomorphie oder Konvergenz mit *Empis* und *Chelifera*?).

Schlußbemerkungen

Die Befunde der vorliegenden Untersuchung und der Vergleich mit den früher bearbeiteten Empidoidea belegen, daß das Hypopygium von *Microphor holosericeus* einen überdurchschnittlich verwickelten Aufbau hat. Seine Konstruktion weicht in

wesentlichen Punkten von dem ab, was nach der bisher detailliertesten Bearbeitung durch Hennig (1976) erwartet werden konnte.

In der Darstellung der morphologischen Fakten durch Hennig waren zwei Irrtümer richtigzustellen, die auf der Verwechselung von Teilen des Innenskeletts (Drüsenkegel, Spermapumpe) mit äußeren Strukturen beruhen. Beobachtungsfehler wie diese können sich bei der Bearbeitung eines kleinen und schwierigen Objekts leicht einstellen. Gründliche Untersuchungen mit verbesserter Methodik können helfen, sie zu vermeiden.

Wichtig ist aber auch eine Betrachtungsweise, die dem Objekt angemessen ist, indem sie das Kutikularskelett als eine Bildung der Oberfläche begreift und stets danach fragt, wie die Teile über diese miteinander verbunden sind. Dieser Aspekt wird oft vernachlässigt; das kommt in einem gebräuchlichen Zeichenstil, der die Beziehungen der Teile zur Oberfläche nicht wiedergibt, ebenso zum Ausdruck wie in Ungenauigkeiten der Begriffswahl bei der Beschreibung so verschiedener Strukturen wie sklerotisierter Flächen (Sklerite), freistehender Auswüchse (Anhänge, Fortsätze) und nach innen gerichteter Einfaltungen (Apophysen oder Apodeme, Leisten). So spricht Hennig in seinen Bildlegenden bei den akzessorischen und den asymmetrischen Anhängen kurz hintereinander von „Anhängen", „Fortsätzen" und „Skleriten", als ob diese Begriffe synonym wären, und er schreibt, die asymmetrischen Anhänge seien „proximal verbunden durch das gabelförmige Apodem", ohne zu erwähnen, daß beide, Anhang und Apodem, deshalb eine feste (und doch elastisch biegsame) Einheit bilden, weil sie dem gleichen Sklerit aufsitzen.

Ein notwendiger Schritt zum Verständnis der Strukturen ist die konsequente Anwendung eindeutiger Termini. Deshalb sollte der Begriff „Sklerit" nur im obigen Sinn gebraucht werden, als sklerotisierter Bezirk in der Oberfläche, und nicht für freistehende räumliche Gebilde.

Dank

Im Verlauf der Arbeit konnte ich mich auf vielfältige Hilfe von Kollegen stützen, denen ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte:

Frau Ch. Große-Streuer beteiligte sich unmittelbar an den Arbeiten, indem sie in bewährter Weise die histologische Technik besorgte. Die Herren E. Schmitz und J. Schicke berieten mich in fototechnischen Fragen, entwickelten die Filme zu den Mikrofotos und fertigten danach und nach Farbdiapositiven Vergrößerungen an, von denen zwei als Druckvorlagen Verwendung fanden. Herr Dr. W. Dierl (München) setzte seine schwedischen Sprachkenntnisse ein, um mir bei der Auswertung der Arbeit von Holmgren 1895 zu helfen. Herr Dr. M. Chvála (Prag), der die paläarktischen Microphoriden revidiert hat (Chvála 1986—1988), überließ mir einige in Alkohol konservierte Männchen von *Microphor crassipes* und *M. anomalus* und machte dadurch die Einbeziehung dieser Arten in die Untersuchung möglich. Er und Herr Dr. G. C. D. Griffiths (Edmonton, Alberta) stellten bereitwilligst eigene, noch nicht veröffentlichte Manuskripte zur Verfügung und diskutierten mit mir einen Teil der angeschnittenen Fragen. Ergiebige und teils recht intensive Diskussionen konnte ich auch mit Herrn und Frau Dres D. J. und D. de C. Henshaw (Waltham Abbey, Essex), den Herren Prof. Dr. T. Saigusa (Fukuoka, Kyushu), Prof. Dr. F. Vaillant (Grenoble), Dr. H. Schumann (Berlin) und Prof. Dr. F. Schremmer (Wien) sowie mit meinen Bonner Institutskollegen führen. Die Gespräche erbrachten manche Anregung für die Bewertung meiner Befunde und nützliche Ratschläge zur Methodik, die bei geplanten weiteren Untersuchungen in die Tat umgesetzt werden können.

Zusammenfassung

Skelett und Muskulatur des Hypopygiums von *Microphor holosericeus* (Meigen) werden beschrieben und abgebildet, ergänzt durch Angaben zur äußeren Morphologie der praegenitalen Segmente und des weiblichen Postabdomens, zur Paarungsstellung und über die Lagebeziehungen der Teile beider Geschlechter bei der Kopula. Funktion und Homologie der Teile werden diskutiert, der Wert der Merkmale für phylogenetische Fragestellungen erörtert.

Das Hypopygium dieser Art weist einige Synapomorphien mit den Dolichopodiden und zahlreiche autapomorphe Merkmale auf. Ein Paar zweizelliger Drüsenorgane des Hypandriums wird als modifizierte Borsten und als autapomorphe Bildung gedeutet, seine Homologie mit den Gonostyli des Grundplans der Brachyceren in Zweifel gezogen. Die Hypandriumbrücke (Dorsalbrücke) ist weitgehend oder ganz zurückgebildet. Gegenteilige Angaben Hennigs (1976) beruhen auf der Verwechselung äußerer und innerer Skeletteile.

Literatur

Bährmann, R. (1960): Vergleichend-morphologische Untersuchungen der männlichen Kopulationsorgane bei Empididen (Diptera). — Beitr. Ent. (Berlin) 10: 485—540.

Becker, Th. (1917—1918): Dipterologische Studien: Dolichopodidae, A: Paläarktische Region. — N. Acta Acad. leop. 102: 113—361, 103: 203—315, 104: 35—214.

Beling, [Th.] (1882): Beitrag zur Metamorphose zweiflügeliger Insecten aus den Familien Tabanidae, Leptidae, Asilidae, Empidae, Dolichopidae und Syrphidae. — Arch. Naturg. 48, Band 1: 187—240.

Burck, H.-C. (1973): Histologische Technik. 3. Auflage. — VIII + 205 S., 8 Tafeln. — Thieme, Stuttgart.

Chillcott, J. G. T. (1958): The comparative morphology of the male genitalia of muscoid Diptera. — Proc. 10th int. Congr. Ent. (Montreal, 1956) Vol. 1: 587—592.

Chvála, M. (1980): Swarming rituals of two *Empis* and one *Bicellaria* species (Diptera, Empididae). — Acta ent. bohemoslov. 77: 1—15.

— (1981): Classification and phylogeny of Empididae, with a presumed origin of Dolichopodidae (Diptera). — Ent. scand. Suppl. No. 15: 225—236.

— (1983): The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark II. — Fauna entomologica scandinavica, Vol. 12: 281 S. — Scandinavian Science Press, Copenhagen oder Klampenborg.

— (1986): Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera) 1. *Microphor* Macq. — Acta ent. bohemoslov. 83: 432—454.

— (1987): Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera) 2. *Schistostoma* Beck. — Acta ent. bohemoslov. 84: 133—155.

— (1988): Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera) 3. Parathalassiinae (*Parathalassius* Mik and *Microphorella* Becker). — Acta ent. bohemoslov. 85, im Druck.

Colless, D. H. (1963): An Australian species of *Microphorella* (Diptera: Empididae), with notes on the phylogenetic significance of the genus. — Proc. linn. Soc. N. S. Wales 88: 320—323.

Collin, J. E. (1961): British flies, Vol. VI: Empididae. — viii + 782 S. — University Press, Cambridge.

Crampton, G. C. (1936): Suggestions for a new interpretation of the postabdomen in male Cyclorrhaphous Diptera. — Bull. Brooklyn ent. Soc. 31: 141—148, Pl. VII.

Gilmer, P. M. (1923): The poison and poison apparatus of the White-Marked Tussock moth *Hemerocampa leucostigma* Smith and Abbot. — J. Parasit. 10: 80—86, Pl. IX—X.

— (1925): A comparative study of the poison apparatus of certain lepidopterous larvae. — Ann. ent. Soc. Amer. 18: 203—239.

Grassé, P.-P. (1975): Tégument proprement dit, V. — Phanères épidermiques. — In: Grassé, P.-P.: Traité de zoologie, Tome VIII, Fasc. III, 48—74. — Masson, Paris.

— & L. Lesperon (1938): Notes histologiques et biologiques sur une larve de Coléoptère termitophile *Troctontus silvestrii*, n. sp. — Arch. Zool. exp. gén. 79: 463—486, Pl. XXVI.

Griffiths, G. C. D. (1972): The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha, with special reference to the structure of the male postabdomen. — Series entomologica Vol. 8: 340 S., 1 Falttafel. — Junk, The Hague.

Hardy, G. H. (1944): The copulation and the terminal segments of Diptera. — Proc. ent. Soc. London, (Ser. A), 19: 52—65.

Hennig, W. (1936): Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates der cyclorrhaphen Dipteren. — Z. Morph. Ökol. Tiere 31: 328—370.

— (1971): Insektenfossilien aus der unteren Kreide, III. Empidiformia („Microphorinae") aus der unteren Kreide und aus dem Baltischen Bernstein; ein Vertreter der Cyclorrhapha aus der unteren Kreide. — Stuttgart. Beitr. Naturk. Nr. 232: 28 S.

— (1973): 31. Ordnung Diptera (Zweiflügler). — In: Helmcke, J.-G., D. Starck & H. Wermuth: Handbuch der Zoologie, Band IV, 2. Hälfte (Insecta), 2. Auflage, Lfg. 20, 3 + 337 S. — De Gruyter, Berlin & New York.

— (1976): Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera). — Stuttgart. Beitr. Naturk., (Ser. A Biol.), Nr. 283: 63 S.

Holmgren, E. (1895): Studier öfver hudens och de körtelartade hudorganens morfologi hos skandinaviska makrolepidopterlarver. — K. svenska Vetensk.-Akad. Handl., (n. F.), 27, No. 4: 84 S., 9 Tafeln.

— (1896): Die haarbildenden Hautdrüsen bei Raupen. — Ent. Tidskr. 17: 81—85, Tafl. 2.

Irwin, M. E. (1974): An account of the southern African genus *Sciopolina* with descriptions of new species (Diptera: Dolichopodidae: Sciapodinae). — Ann. Natal Mus. 22: 221—264.

Lindner, E. (1949): Handbuch. — In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region, Band I, XII + 422 S., 4 + 28 Tafeln. — Schweizerbart, Stuttgart.

McAlpine, J. F. (1981): Morphology and terminology — adults. — In: McAlpine, J. F., B. V. Peterson, G. E. Shewell, H. J. Teskey, J. R. Vockeroth & D. M. Wood: Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1, 9—63. — Agriculture Canada, Research Branch, Monograph No. 27.

Mihályi, F. (1936): Untersuchungen über Anatomie und Mechanik der Flugorgane an der Stubenfliege. — Arb. ung. biol. Forsch.-Inst. 8: 106—119.

Parent, O. (1938): Diptères Dolichopodidae. — Faune de France 35: 720 S. — Lechevalier, Paris.

Reichardt, H. (1929): Untersuchungen über den Genitalapparat der Asiliden. — Z. wiss. Zool. 135: 257—301.

Snodgrass, R. E. (1957): A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. — Smithson. misc. Coll. 135, No. 6, Publ. 4309: iii + 60 S.

Svensson, B. G., & E. Petersson (1987): Sex-role reversed courtship behaviour, sexual dimorphism and nuptial gifts in the dance fly, *Empis borealis* (L.). — Ann. zool. fenn. 24: 323—334.

Ulrich, H. (1972): Zur Anatomie des Empididen-Hypopygiums (Diptera). — Veröff. zool. Staatssamml. München 16: 1—27.

— (1974): Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 5: 60 S.

— (1975): Das Hypopygium von *Chelifera precabunda* Collin (Diptera, Empididae). — Bonn. zool. Beitr. 26: 264—279.

— (1978): Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) — I: *Medetera truncorum* Meigen. — Bonn. zool. Beitr. 28: 412—420.

— (1983): Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) — II: *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt). — Bonn. zool. Beitr. 34: 395—404.

— (1984): Skelett und Muskulatur des Thorax von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea). — Bonn. zool. Beitr. 35: 351—398.

Weidner, H. (1936): Beiträge zu einer Monographie der Raupen mit Gifthaaren. — Z. angew. Ent. 23: 432—484.

Dr. Hans Ulrich, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Abb. 1—38: *Microphor holosericeus* (Meigen), männliches Postabdomen und Kopula.

Abkürzungen:

acad	dorsaler akzessorischer Anhang des Hypandriums
acam	medialer akzessorischer Anhang des Hypandriums
aeb	Basalteil des Aedeagus
aed	Dorsallappen des Aedeagus
aedi	Distalteil des Aedeagus
an	Anus
apki	Genitalkammerapodem
asal, asar	linker und rechter asymmetrischer Anhang des Hypandriums
br	Bruchstelle des Drüsenkegels
c	Cercus (♂, ♀)
cdh	Caudalrand des Hypandriums (Grenze zum 10. Sternit)
crh	Cranialrand des Hypandriums (Grenze zur Intersegmentalmembran 8/9)
cu	Cuticula
dej	Ductus ejaculatorius
dlh	Dorsolateralrand des Hypandriums (Grenze zur Pleuralmembran)
drk	Drüsenkegel (Telomer bei *Microphor*, Hennig 1976; postgonite, Chvála 1986)
drkb	membranöser Basalabschnitt des Drüsenkegels
drkdi	sklerotisierter Distalabschnitt des Drüsenkegels
drki	Innenskelett des Drüsenkegels
drkö	proximale Öffnung des Drüsenkegel-Innenskeletts
drm	Membran am Proximalende des Drüsenkegels (Cuticula?)
drz	Drüsenzelle
ejap	Ejakulatorapodem (Ejakulationsapodem, Ulrich 1972—1983; Phallapodem, Hennig 1976)
ejg	Ejakulatorgelenk (Gelenkstelle des Ejakulationsapodems, Ulrich 1972—1983)
ejsk	Ejakulatorsklerit (Basis oder Basalteil des Ejakulationsapodems, Ulrich 1974—1983)
ejv	Ejakulatorventil
ep	Hypodermis
eph	Endophalluswand
fmab	Basis des Medialfortsatzes am linken beweglichen Anhang des Periandriums
fmal, fmar	Medialfortsätze am linken und rechten beweglichen Anhang des Periandriums (Surstyli bei *Microphor*, Hennig 1976)
gk	Gelenkkopf am Hypandrium
gp	(primärer) Gonoporus
gpf	Gelenkpfanne am Periandrium
gps	sekundärer Gonoporus
h	Hypandrium
hap	Hypandriumapodem
hbr?	Rudiment der Hypandriumbrücke?
hs8	Hemisternit 8 (♀)
ht8—ht9+10	Hemitergite 8 und 9+10 (♀)
ihap	äußere Spur (Invaginationsspalt) des Hypandriumapodems
iprl	äußere Spur (Invaginationsspalt) der Proctigerleiste
mal, mar	linker und rechter (durch Muskel 7) beweglicher Anhang des Periandriums (Gonostyli, Ulrich 1972; Telomeren, Ulrich 1974—1983; Telomeren bei Dolichopodiden, Surstyli bei anderen Eremoneura, Hennig 1976)
mf	membranöses Fenster in der Region des Hypandriumarms
mki	Membran der inneren Genitalkammer
p	Periandrium (Gonocoxit + Epandrium, Ulrich 1972; Epandrium, Hennig 1976)
pbr	Periandriumbrücke
pfd	Dorsalfortsatz des Periandriums
phtr	Phallotrema
pk	Parallelkanal der Spermapumpe

pl	Innenleisten des Periandriums
praa	apikaler Proctigeranhang
prav	ventraler Proctigeranhang
prgl, prgr	linkes und rechtes Praegonit
prl	Proctigerleiste
s5—s8	Abdominalsternite 5—8 (♂), Abdominalsternite 5—7 einschließlich der nachfolgenden intersegmentalen Skleritstreifenpaare (♀)
s9	Abdominalsternit 9 (♀)
se	Sekret
ski	Genitalkammersklerit
skicd	caudaler Ast des Genitalkammersklerits
skicr	cranialer Ast des Genitalkammersklerits
skid	dorsaler Ast des Genitalkammersklerits
skiv	ventraler Ast des Genitalkammersklerits
sl	Aedeagus-Stützlamelle
sp	Skleritspange an der lateralen Basis des Drüsenkegels
spl6—spl7	pleurale Skleritstreifen der Segmente 6—7 und der jeweils folgenden Intersegmentalregion (♀)
spr	Proctigersternit (10. Abdominalsternit; ventrales Proctigersklerit bei *Wiedemannia*, zweites ventrales Proctigersklerit bei *Empis*, Ulrich 1972)
st	Skleritsteg
str1	erster Skleritstrang des Hypandriums
str2	zweiter Skleritstrang des Hypandriums
t5—t8	Abdominaltergite 5—8 (♂), Abdominaltergite 5—7 einschließlich der nachfolgenden intersegmentalen Skleritstreifenpaare (♀)
v	Vesica
vm	Vesicamembran
vsk	Vesicasklerit
vs	Scheidewand der Vesica
1—9	Muskeln

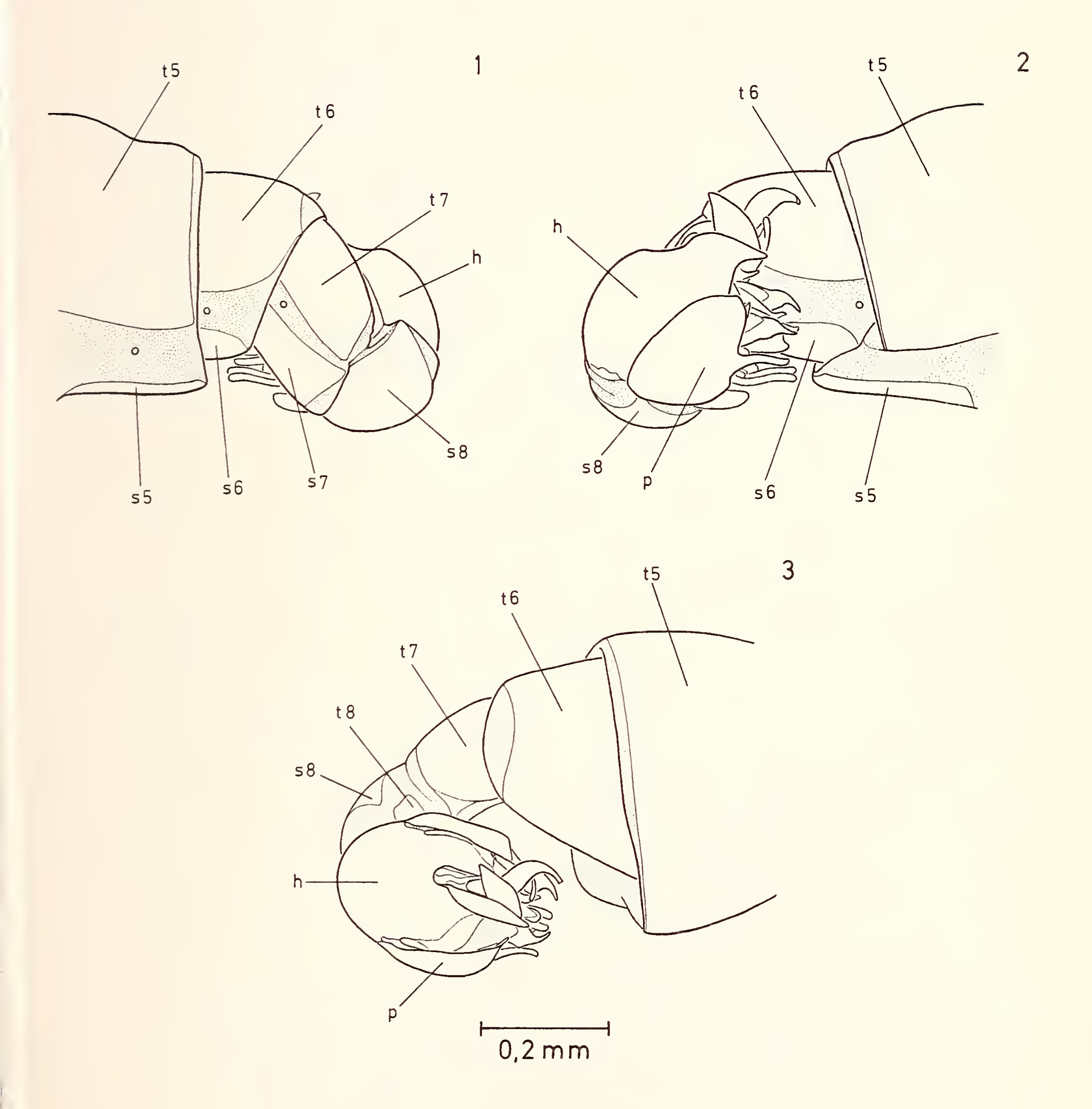
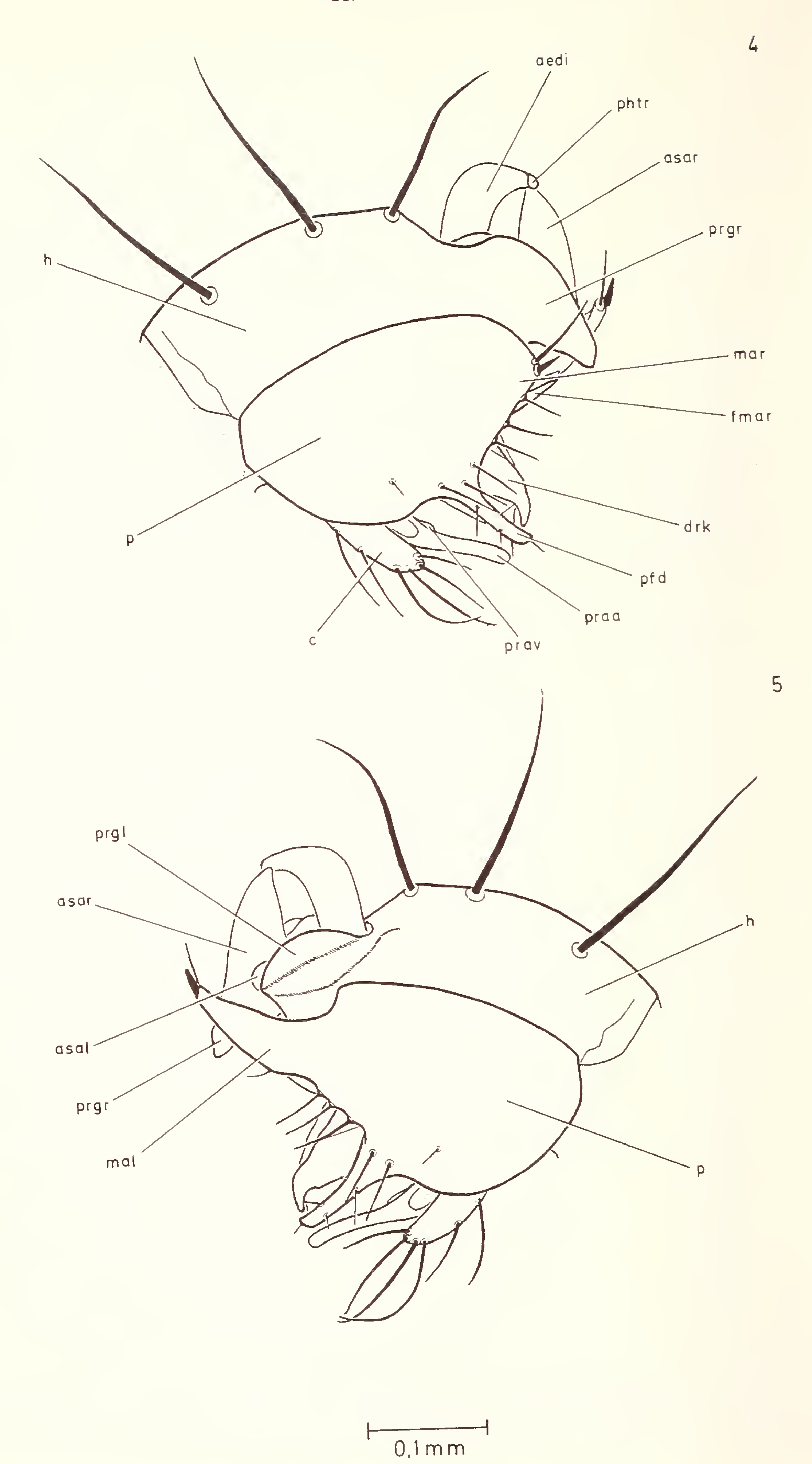


Abb. 1—3: Form A, 5. Abdominalsegment und Postabdomen von links (1), rechts (2) und dorsal (3). Übersichtszeichnungen nach einem Mazerationspräparat. Die Lage der Segmente zueinander entspricht annähernd der Ruhestellung, das Hypopygium ist aber etwas vom 8. Segment abgebogen.


4
aedi
phtr
asar
prgr
h
mar
fmar
p
drk
pfd
praa
c
prav
5
prgl
asar
h
asal
prgr
mal
p
0,1 mm

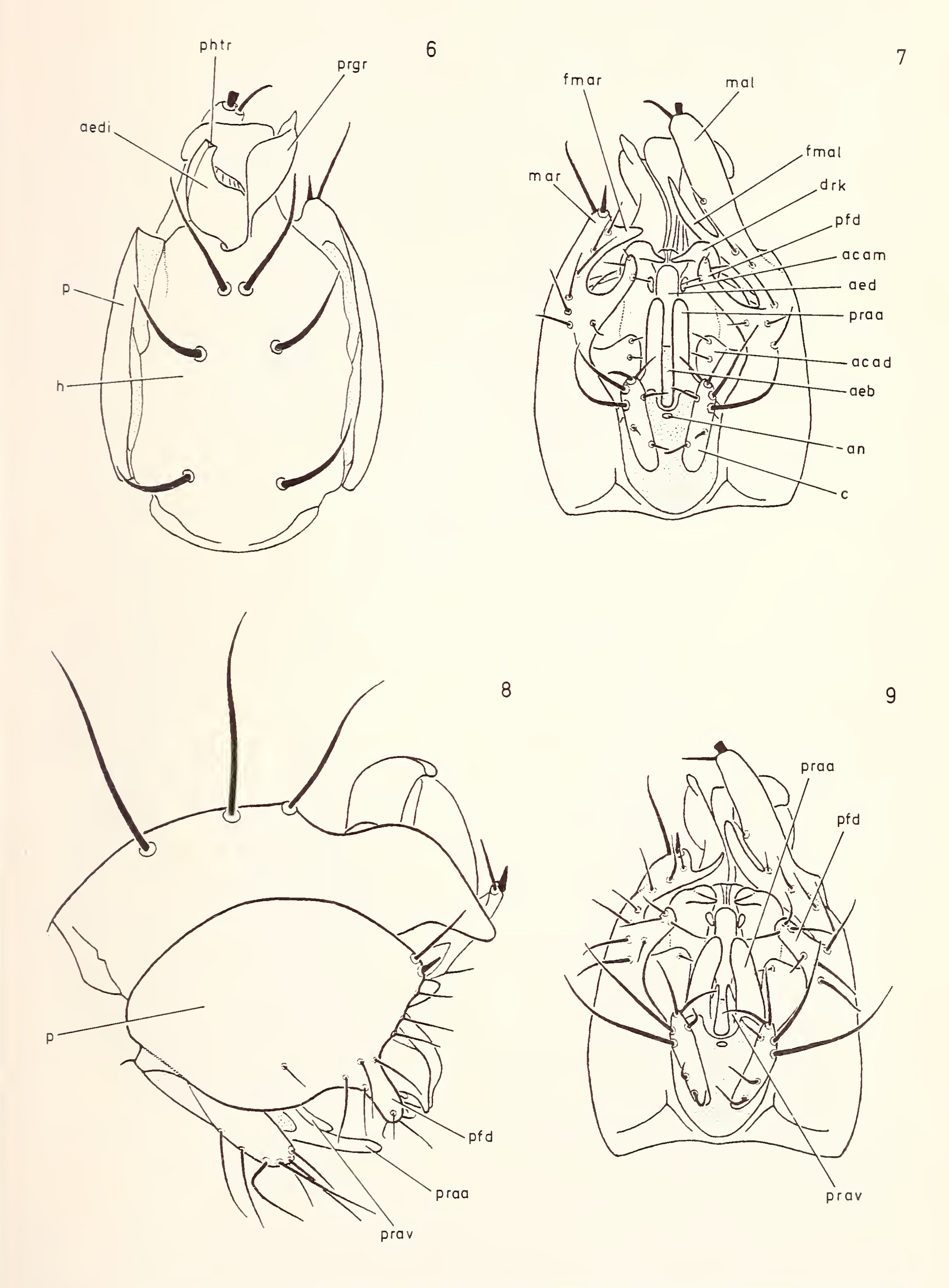
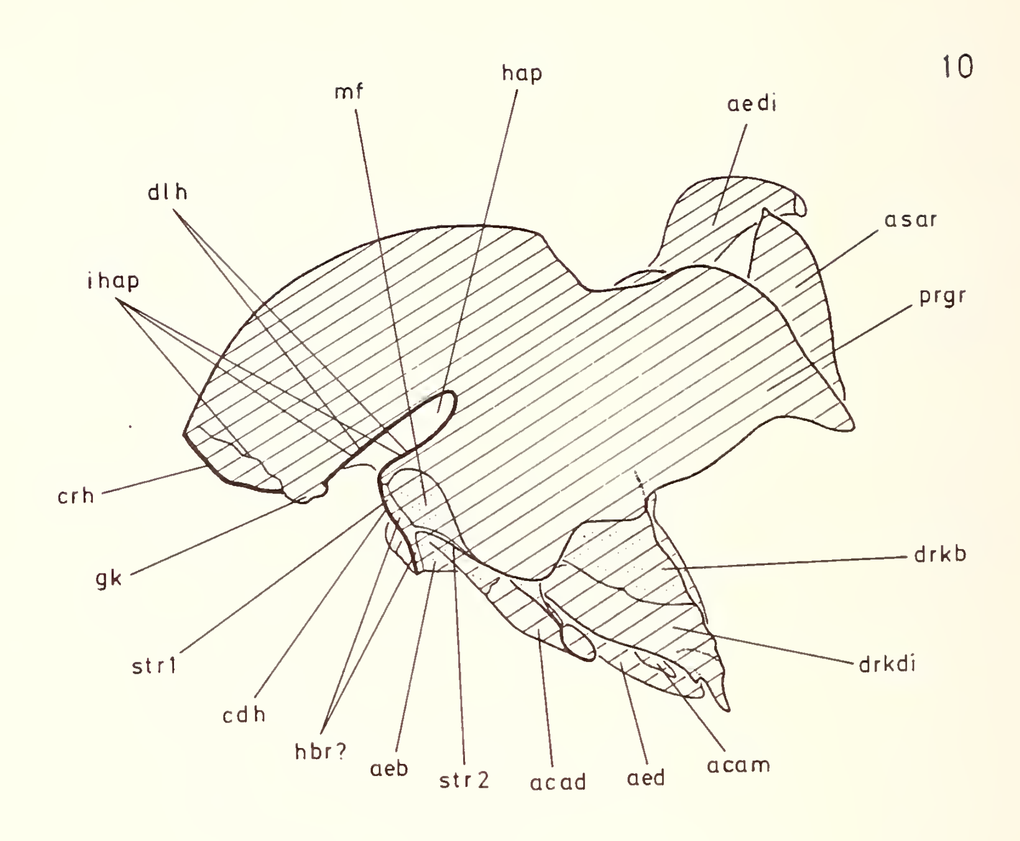


Abb. 4—9: Hypopygium in Außenansicht mit Makrochaeten. Form A von rechts (4), links (5), ventral (6) und dorsal (7); Form B von rechts (8) und dorsal (9). Der Maßstab gilt für die Abbildungen 4—31.



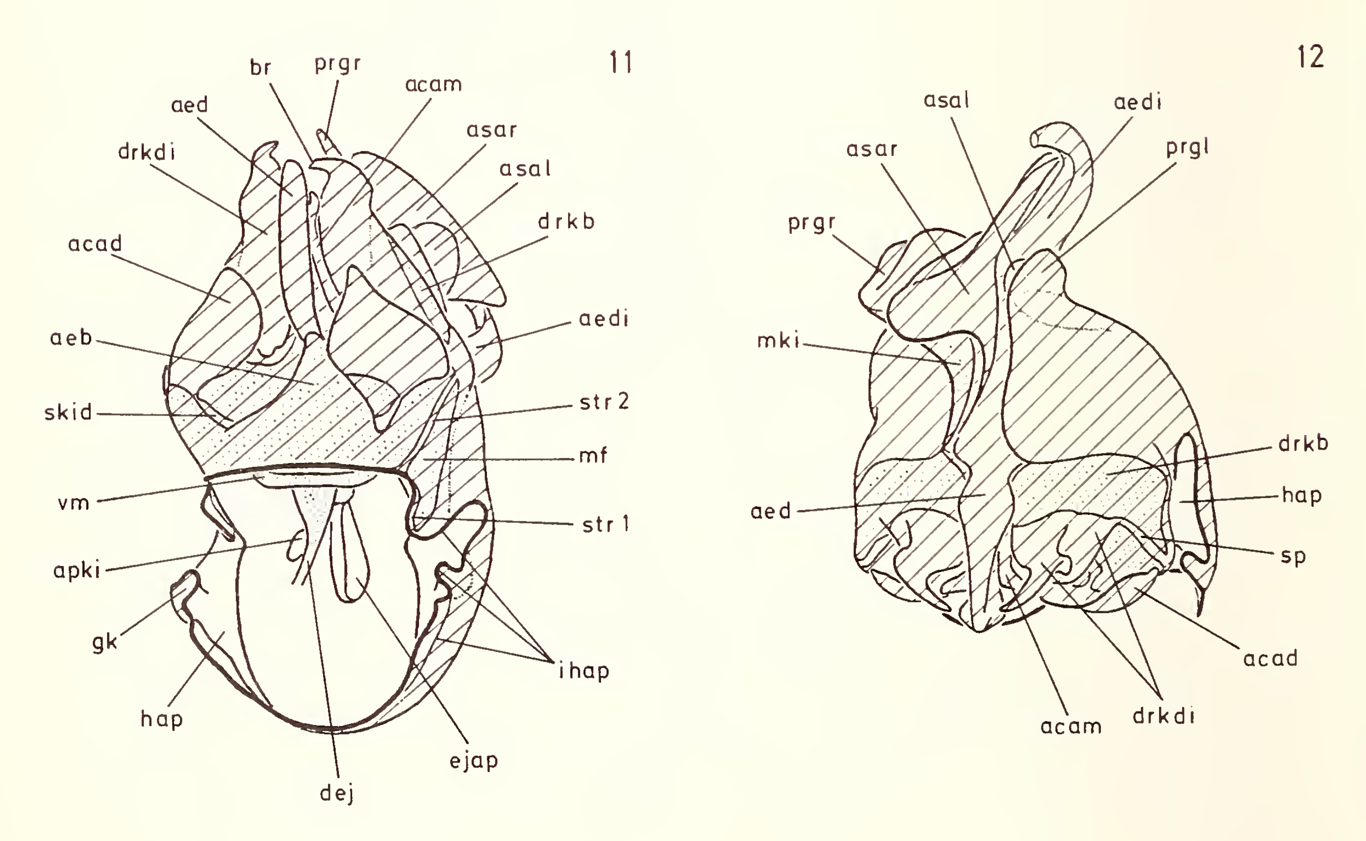
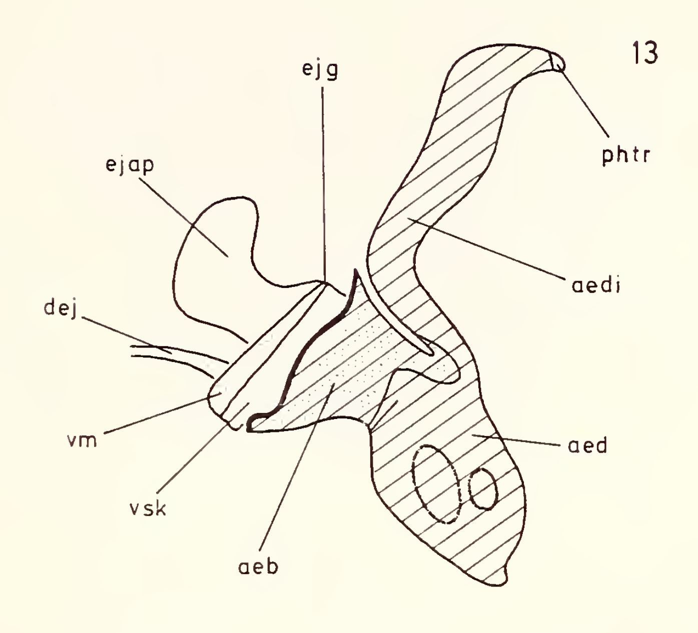


Abb. 10—12: Form A, Hypandrium mit Phallusapparat, Ansichten von rechts (10, Orientierung wie Abb. 4 und Abb. 16—22), links dorsolateral (11) und links posterolateral (12).



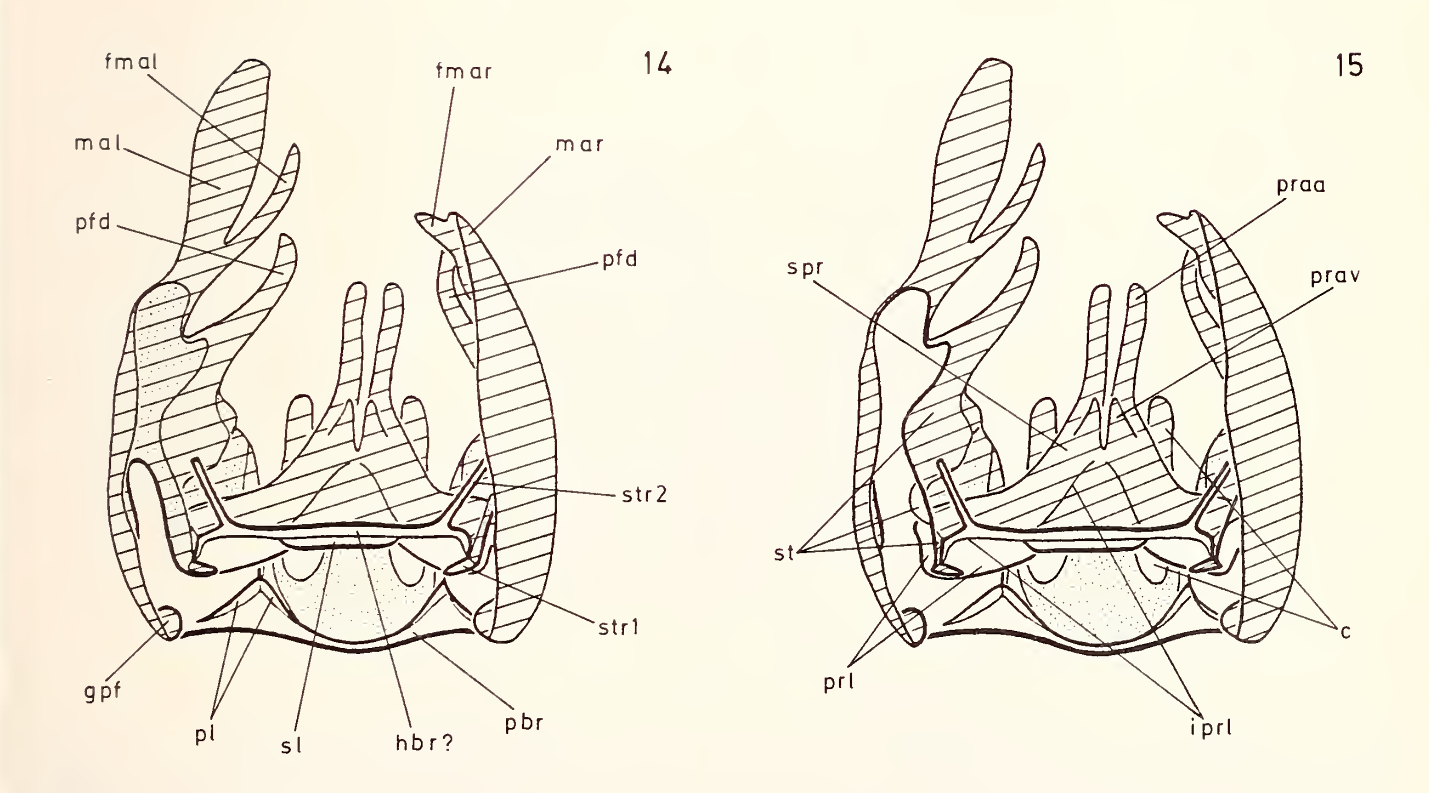
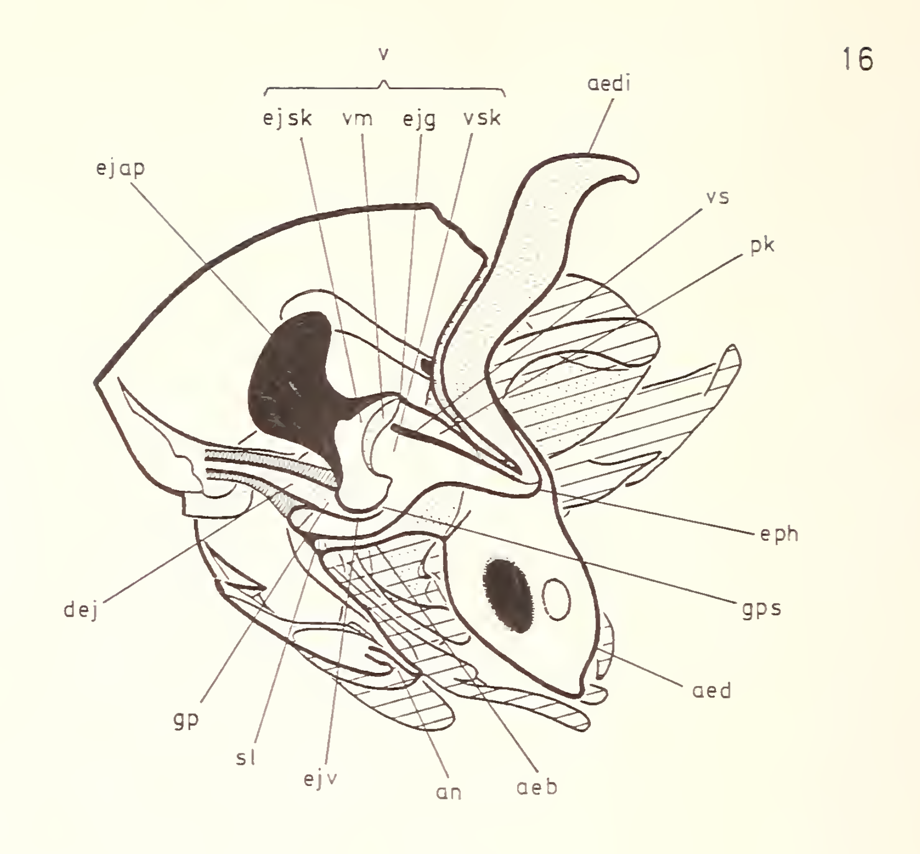


Abb. 13: Form A, Phallusapparat von rechts.

Abb. 14—15: Form A, Periandrium und Proctiger mit angrenzenden sklerotisierten Teilen (Aedeagus-Stützlamelle, ? Hypandriumbrücke, Skleritstränge) von rechts anteroventral. In Abb. 15 ist die ventrale der beiden medialen Membranflächen jeder Periandriumhälfte herausgeschnitten.



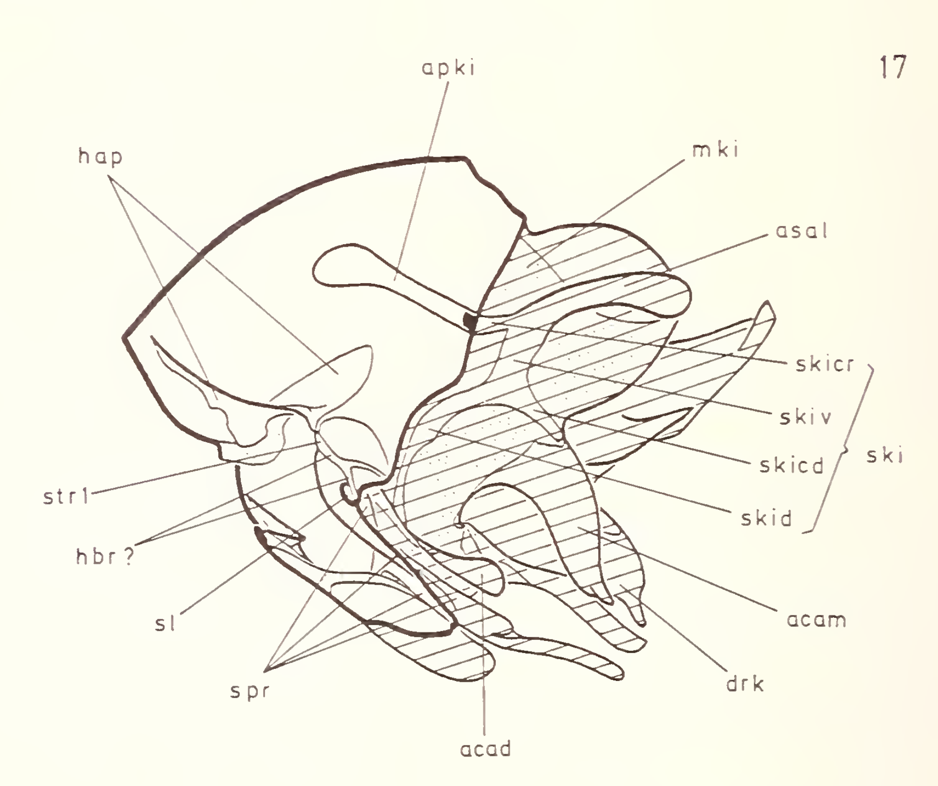
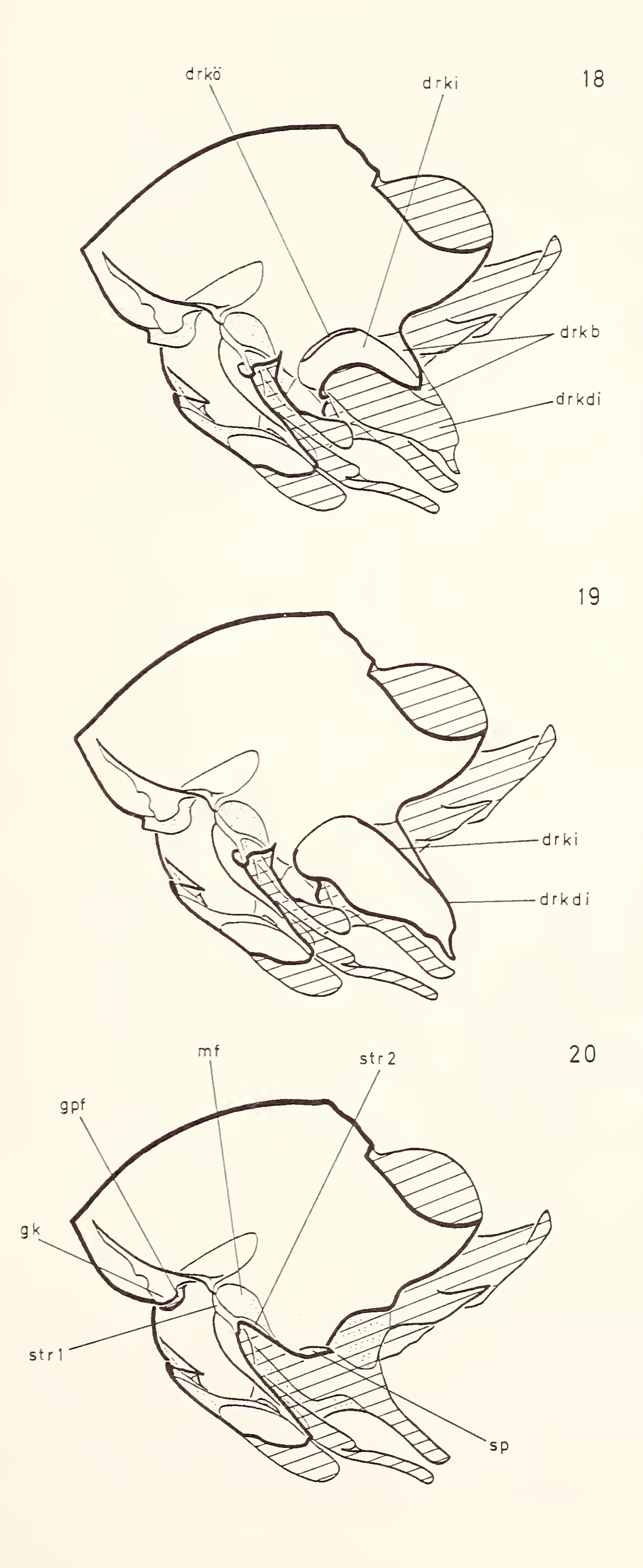


Abb. 16—22: Form A, linker Teil des durchgeschnittenen Hypopygiums in Medialansicht bei fortschreitender Sektion, Skelett; Abb. 16 mit Epithel des Ductus ejaculatorius (eng schraffiert). — 16: Hypopygium durch Medianschnitt halbiert. — 17: Phallusapparat herausgeschnitten, Schnittführung an der Basis des Aedeagus wie in Abb. 13. — 18: Membran der inneren Genitalkammer mit eingelagertem Genitalkammersklerit und dessen Derivaten (Apodem, asymmetrischer Anhang) entfernt einschließlich der medioventralen Basis des dorsalen akzessorischen Anhangs; medialer akzessorischer Anhang am Grund der Falte, die ihn vom Drüsenkegel trennt, herausgeschnitten. — 19: Drüsenkegel längs aufgeschnitten. — 20: Zusätzlich entfernt: Reste des Drüsenkegels und des dorsalen akzessorischen Anhangs einschließlich der angrenzenden Membranflächen, medianer Teil der Hypandriumbrücke (?) mit Aedeagus-Stützlamelle, Gelenkmembran Hypandrium/Periandrium.



18
drkö
drki
drkb
drkdi
19
drki
drkdi
20
mf
str 2
gpf
gk
str 1
sp

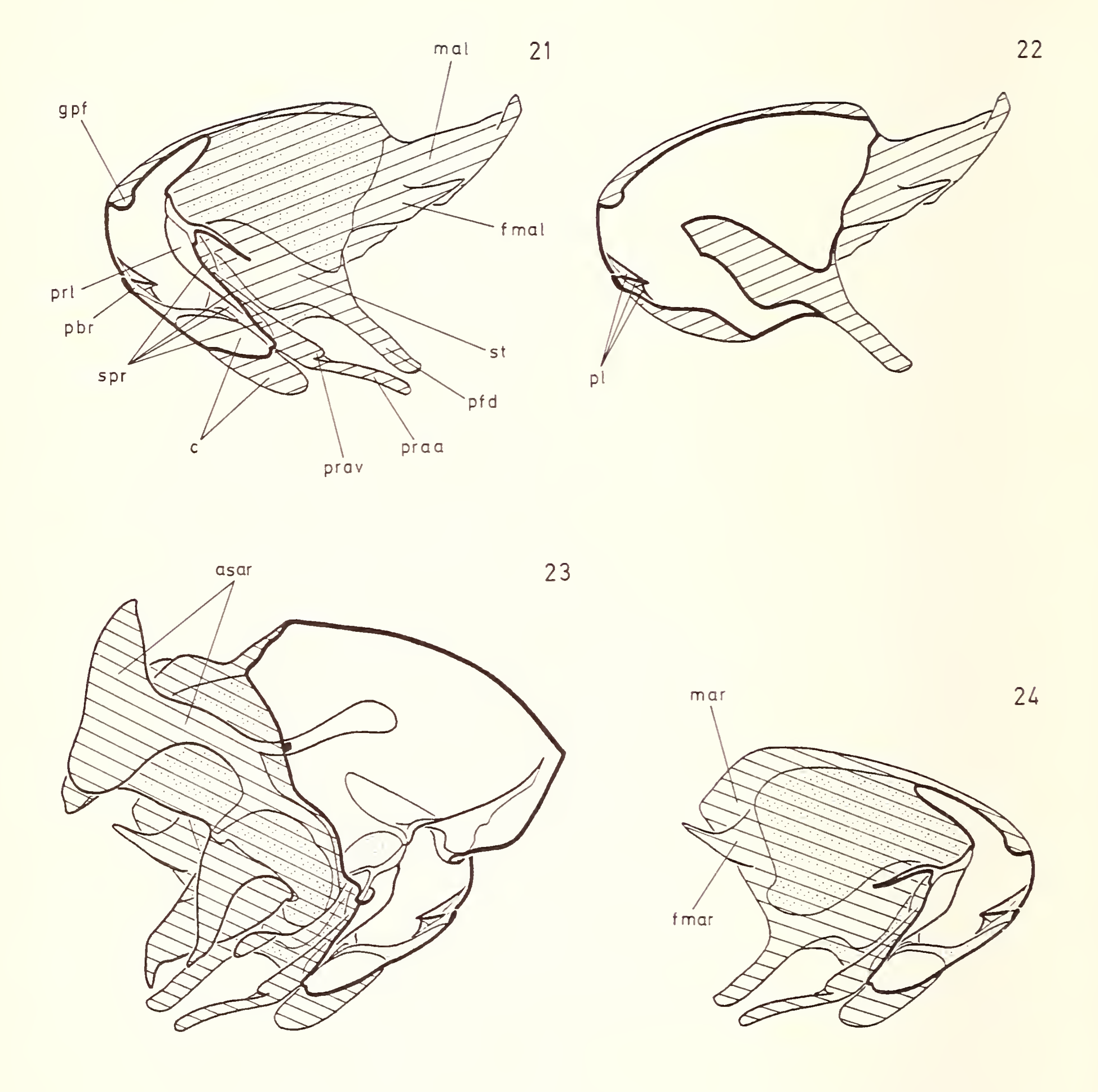


Abb. 16—22 (Fortsetzung). — 21: Linke Hälfte von Periandrium und Proctiger, nach Abtragung der restlichen Teile des Hypandriums mit Ausnahme der Skleritstränge und eines Teils des medial anschließenden Skleritstreifens (Hypandriumbrücke?). — 22: Proctiger und sämtliche Membranen entfernt.

Abb. 23—24: Form A, rechter Teil des durchgeschnittenen Hypopygiums in Medialansicht, Skelett. — 23: Rechtes Gegenstück zu Abb. 17 bei spiegelbildlich entsprechender Schnittführung. — 24: Rechte Hälfte von Periandrium und Proctiger, Gegenstück zu Abb. 21.

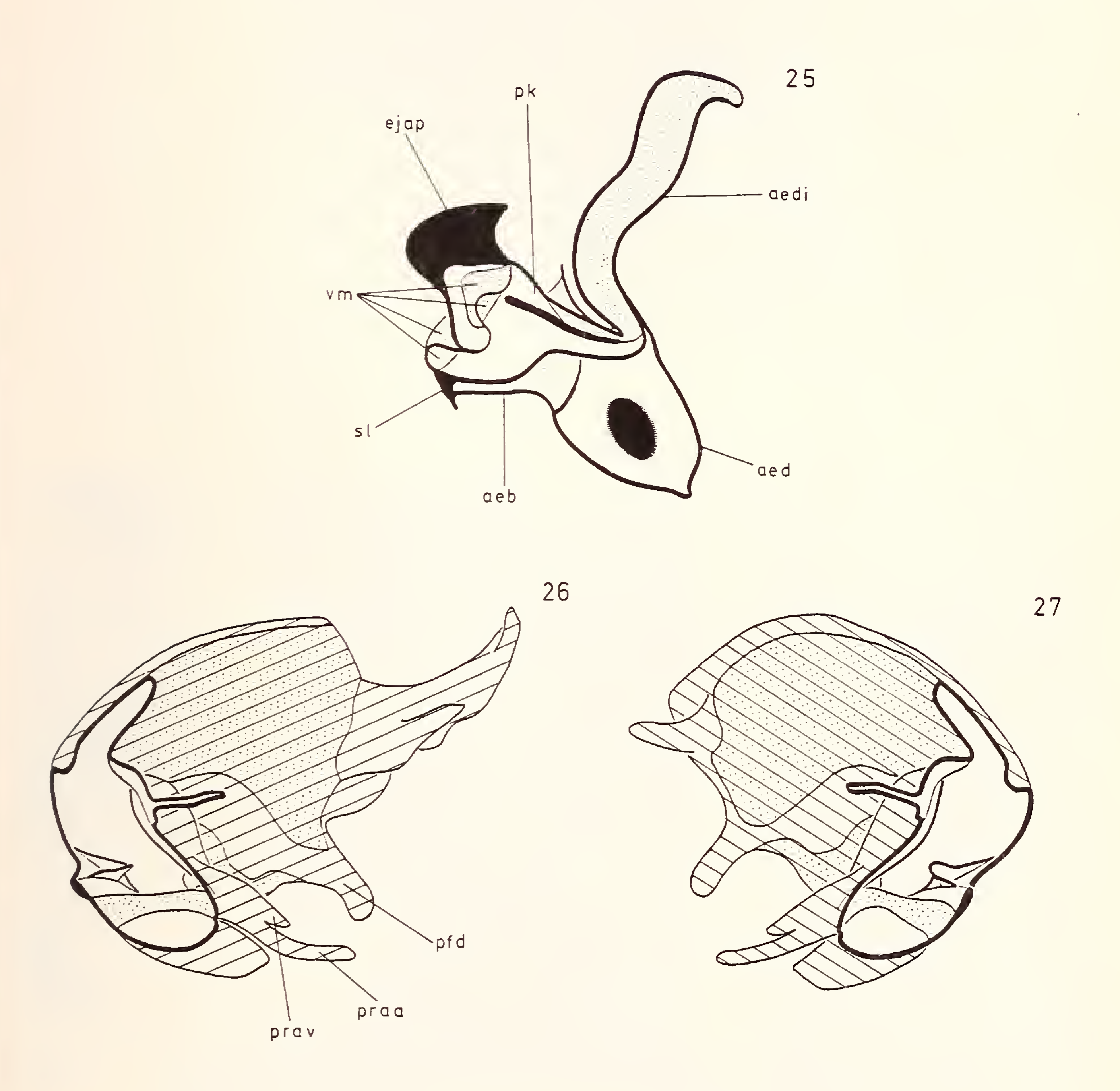


Abb. 25: Form B, linke Hälfte des Phallusapparats. Der Ductus ejaculatorius ist durch Schnittführung links von seiner Einmündung entfernt. Im übrigen vgl. Abb. 16 (Form A).

Abb. 26—27: Form B, linke und rechte Hälfte von Periandrium und Proctiger, entsprechend Abb. 21 und 24.

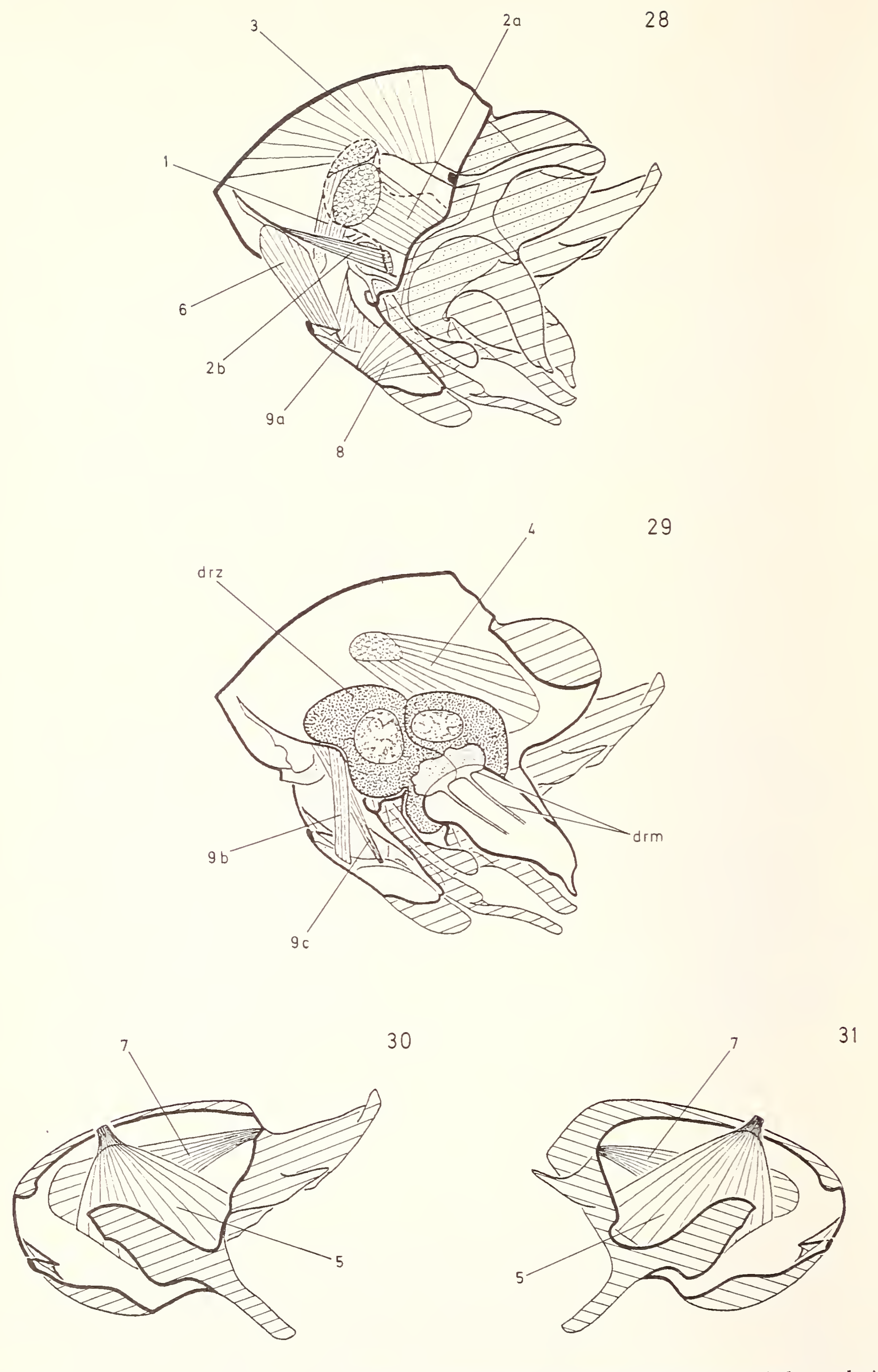
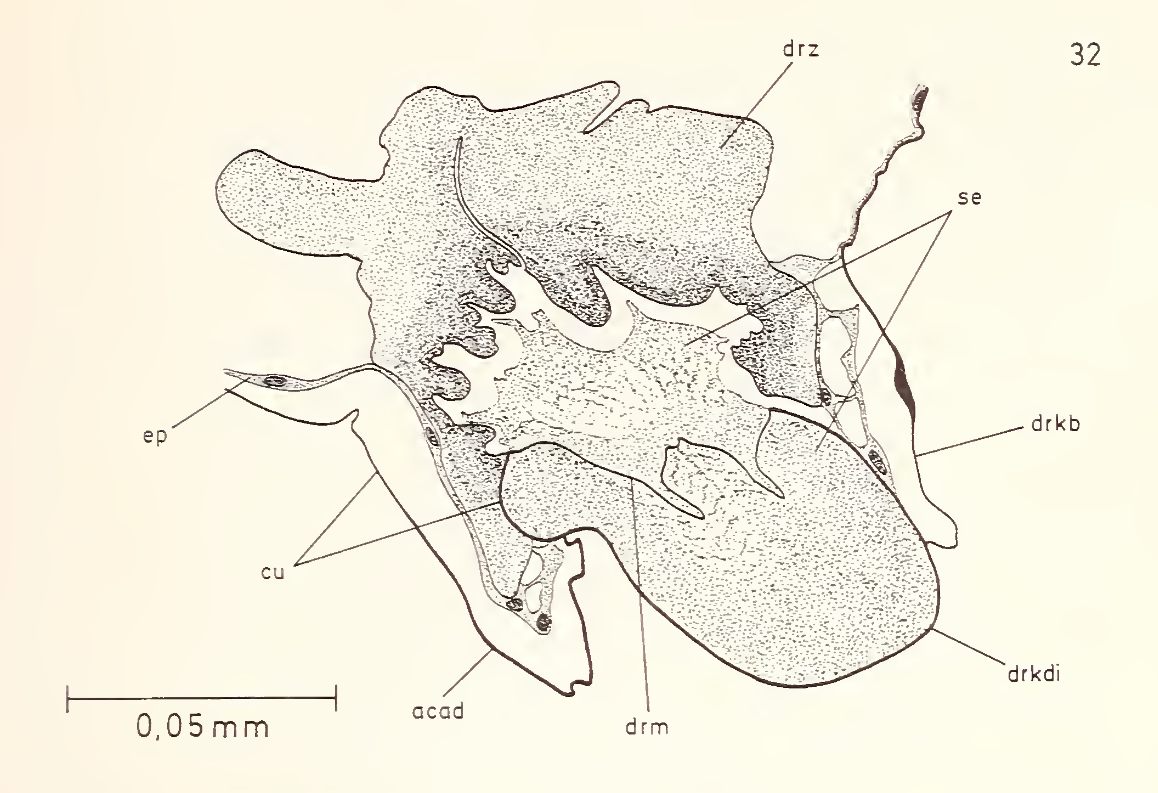


Abb. 28—31: Form A, Muskulatur des Hypopygiums und Drüsenzellen. Zum Skelett vgl. Abb. 16—24.



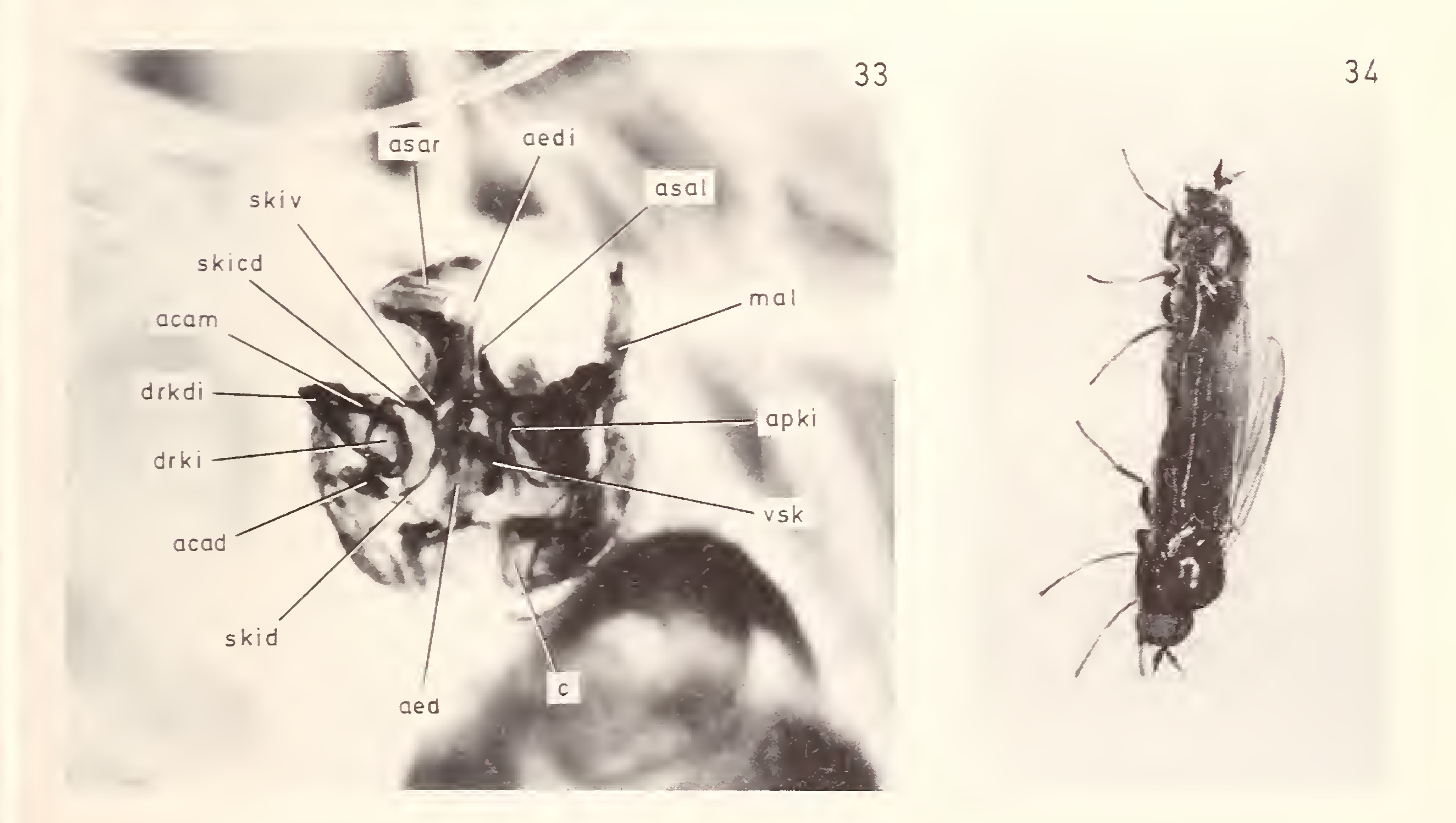
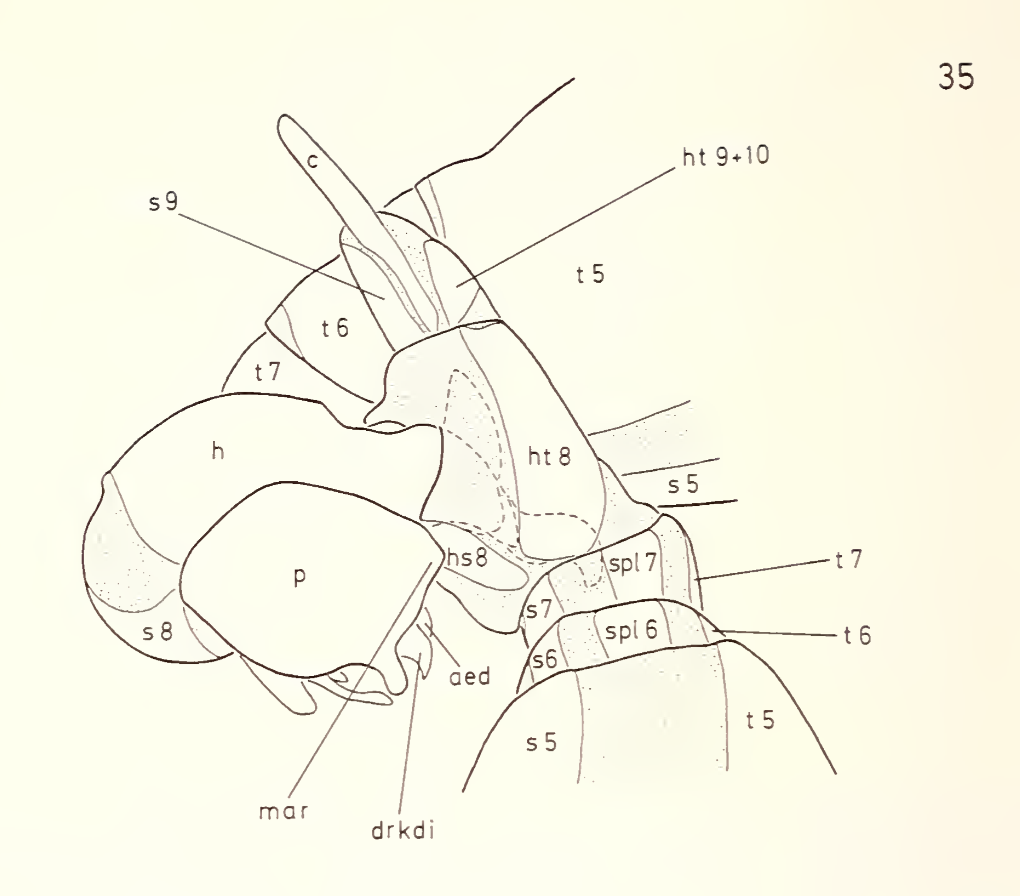
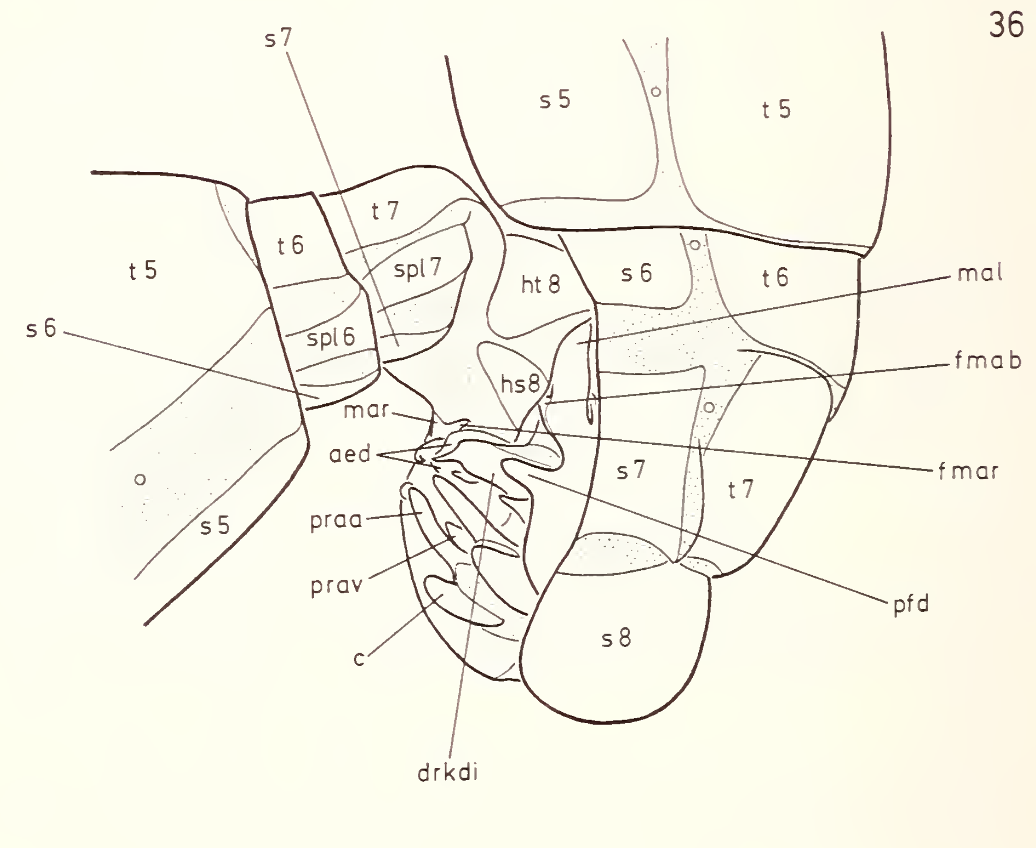


Abb. 32: Form A, Histologie des rechten Drüsenkegels und des zugehörigen dorsalen akzessorischen Anhangs, Sagittalschnitt (Orientierung wie Abb. 29), Azan. Fortgeschrittenes Sekretionsstadium mit Vergrößerung der sezernierenden Oberfläche und Schichtung des Cytoplasmas unter Umfärbung (basal orange, distal rot bis violett) und Vakuolisierung der distalen Zone, basales Plasma verdichtet, Kerne aufgelöst. Sekret, Cuticula und Membran drm blau.

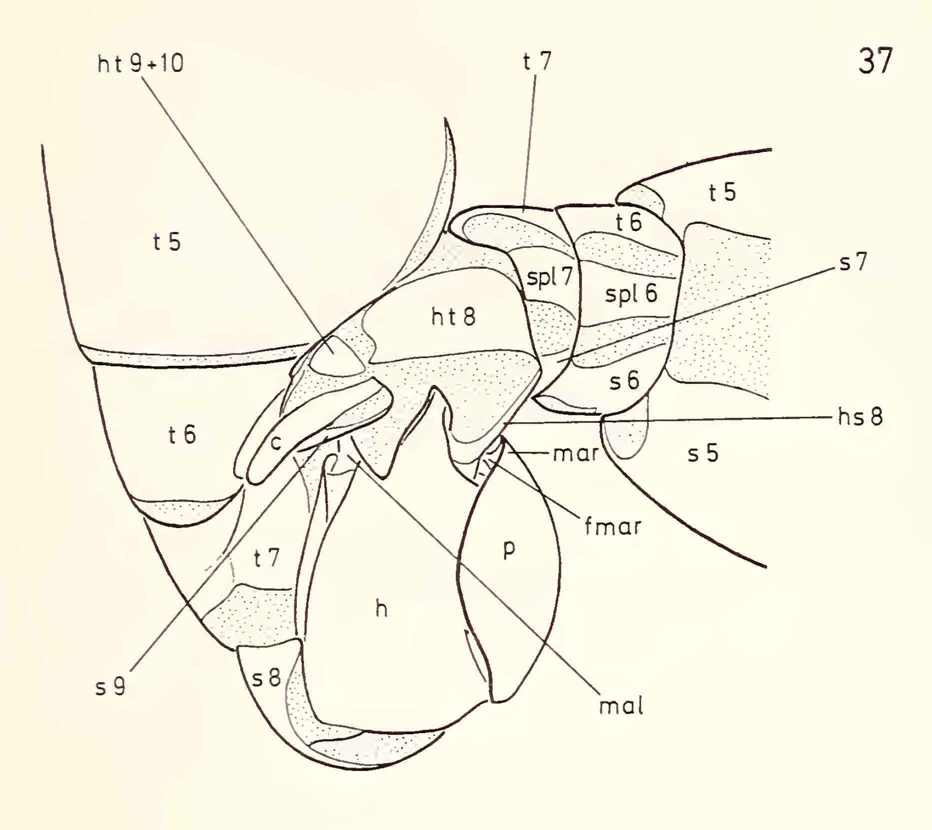
Abb. 33: Form A, Hypopygium, durch erhöhten Binnendruck verformt, in Caudalansicht. Fotoaufnahme im Dunkelfeld, 85x.

Abb. 34: Paar in Kopula auf einer senkrechten Fläche (Hauswand), langsam in Richtung des Weibchens (oben) vorwärts laufend, 8x.


35
c
s9
ht 9+10
t5
t6
t7
h
ht8
s5
p
hs8
spl7
t7
s7
spl6
t6
s8
s6
aed
s5
t5
mar
drkdi


36
s7
s5
t5
t7
t5
t6
spl7
ht8
s6
t6
mal
s6
spl6
hs8
fmab
mar
aed
s7
fmar
t7
s5
praa
prav
pfd
c
s8
drkdi

0,2 mm



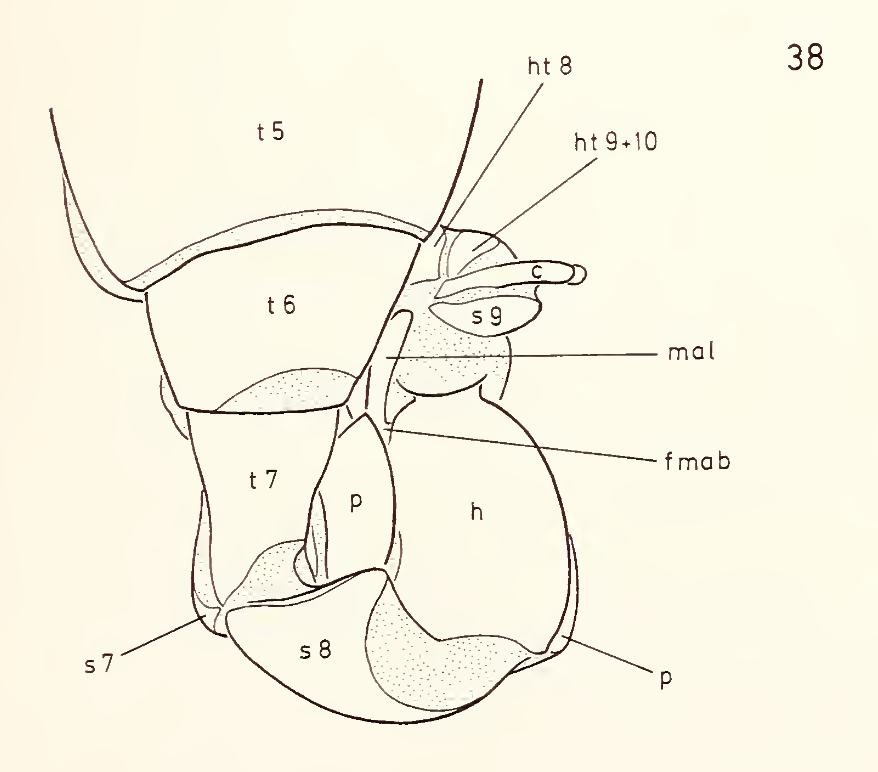


Abb. 35—38: Form B, Postabdomina eines Paares in Kopula. Ansicht des Hypopygiums von rechts lateral (35), links dorsolateral (36), rechts (37) und links (38) ventrolateral, des weiblichen Postabdomens von rechts (35, 37) und von links (36, 38). Die Lage des Aedeagus, des rechten Praegonits und des rechten asymmetrischen Anhangs im Genitaltrakt des Weibchens ist in Abb. 35 durch unterbrochene Linien angedeutet.